1939 № 1

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ



BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА MOSCOU

ЗООЛОГИЯ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ:

Материалы по вредителям животноводства и фауне преимущественно Южного Казахстана. Под редакцией заслуж. деятеля науки Е. Н. Павловского. (Труды Казахстанского филиала, вып. 2). 1937. 348 стр. (100 фиг.), 6 вклеек. Ц. в пер. 12 руб.

Никольский, Г. В. Рыбы Таджикистана (Труды Таджикской базы. Том VII. Зоология и паразитология). 1938. 228 стр. 62 рис. Ц. в пер. 15 р.

Памяти академика Михаила Александровича Мензбира. 1937. 640 стр., 10 вкл. Ц. в пер. 25 р.

Проблемы паразитологии и фауны Туркмении (СОПС и Наркомздрав Туркменской ССР. Труды СОПС. Серия Туркменская, вып. 9). 1937. 372 стр. 78 рис. Ц. в пер. 17 р.

Труды Зоологического института. Том IV, вып. 3—4. 1937. 2 ненум. стр.+ 208 стр., 33+1 табл. Ц. 12 р.

Труды Зоологического института. Том IV, вып. 5. А. М. Дьяконов. Монографический очерк морских звезд северо-западных частей Тихого океана (Echinodermata Asteroidea). 1. Род Leptasterias Fisher (с 20 табл.). Введение. Таблицы для определения видов рода Leptasterias, встречающихся в восточных водах Союза. Описание родов и видов. Объяснение таблиц. Таблицы рисунков. 1938. 2+749—914 стр.+20 табл. Ц. 10 р.

Труды Зоологического института. Том V, вып. I. Н. Я. Кузнецов. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым). 1938. 85 стр. Ц. 4 р. 50 к.

Труды Зоологического сектора. Том II. (Грузинский филиал). 1938. 194 стр. Ц. 8 р. 50 к.

Труды Полярной комиссии. Вып. 30. Н. А. Остроумов. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины. 1937. 116 стр. Ц. 4 р.

Тугаринов, А. Я. и Козлова-Пушкарева, Е. В. Жизнь птиц на зимовке в Кызылагачском заповеднике им. С. М. Кирова. Труды Азербайджанского филиала, XXXVI. Зоологическая серия. 1938. 110 стр. (карта) + 22 рис. Ц. 6 р.

ЗАКАЗЫ НАПРАВЛЯТЬ:

Конторе по распространению изданий «Академкнига» — Москва, Больш. Черкасский пер., д. № 2.

Филиалам Конторы «Академкнига»

Ленинград, 104, Проспект Володарского, 53-а.
Киев, ул. Свердлова, 15.
Харьков, 3, ул. Свободной Академии, 13.
Одесса, ул. 10-летия Красной Армии, № 28.
Ростов н/Дону, ул. Энгельса, 68.
Минск, Советская, 57.

Подписным пунктам «Академкнига»

Новосибирск, Центр. почтамт БОСК 47.
Свердловск, ул. Малышева, 31/8.
Горький, п/я № 46.
Саратов, Советская, 3, кв. 18.
Воронеж, ул. Ткаченко, д. № 34, кв. 26.
Тбилиси, ул. Барнова, 22.
Ташкент, Главный почтамт, п/я № 128.

ЗАКАЗЫ ПРИНИМАЮТСЯ ТАКЖЕ ДОВЕРЕННЫМИ, СНАБЖЕННЫМИ УДОСТОВЕРЕНИЯМИ КОНТОРЫ «АКАДЕМКНИГА»

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва ★ 1939

Ответственный редактор
акад. В. Л. Комаров

Первый номер Биологической серии Известий посвящается XVIII-му Съезду Партии, почему для отбора первоочередных статей для него была организована особая комиссия в составе академика И. И. Шмальгаузена (председатель), Х. С. Коштоянца (заместитель председателя) и Р. Л. Дозорцевой (секретарь), которая с успехом и выполнила порученную ей работу.

РЕД.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Série biologique Серия биологическая

НАРОДНАЯ ИНТЕЛЛИГЕНЦИЯ

В своем историческом докладе на XVIII съезде ВКП(б) товарищ Сталин специально остановился на вопросе о советской интеллигенции. «Несмотря на полную ясность позиции партии в вопросе о советской интеллигенции,— сказал товарищ Сталин,— в нашей партии все еще имеют распространение взгляды, враждебные к советской интеллигенции и несовместимые с позицией партии».

Для большевиков вопрос об интеллигенции — вопрос **принципиальный**, и всякая неразбериха, неясность здесь вредна, опасна, угрожает жизненным интересам социализма. Вот почему великий вождь партии и глубочайший теоретик марксизма-ленинизма выделил этот вопрос, как один из важных теоретических вопросов, имеющих серьезное практическое значение.

С классической ясностью и глубиной, с гениальной силой и точностью анализа товарищ Сталин раскрыл содержание вопроса, обрисовал положение и роль интеллигенции в буржуазном и в социалистическом обществах, показал, как менялся в Советской стране состав и весь социально-политический облик интеллигенции, объяснил, чем принципиально отличается новая, социалистическая интеллигенция от старой, буржуазной интеллигенции. В сжатых, предельно насыщенных сталинских фразах, каждая из которых опирается на обильные факты истории и является научным выводом из них, раскрыты два глубоких общественных процесса: «мучительный процесс дифференциации и разлома старой интеллигенции» и «бурный процесс формирования, мобилизации и собирания сил новой интеллигенции».

О старой, буржуазной интеллигенции, той, что считала себя стоящей «над классами» и в то же время кормилась у имущих классов и обслуживала их, написано немало злых и гневных слов, в том числе представителями самой буржуазной интеллигенции. Но никакие разоблачения или саморазоблачения буржуазных интеллигентов не могли заменить точного и ясного анализа их классовой природы, их

положения в капиталистическом обществе. Этот анализ давали марксисты, давал Ленин. И сейчас в докладе товарища Сталина этот марксистский анализ звучит, как приговор истории. Дореволюционная интеллигенция обрисована в нем одним абзацем, с лаконической простотой и строгой исторической объективностью. Ничто не забыто и не упущено в нем — ни то, что в рядах интеллигенции были также «выходцы из мещан, мелких чиновников и даже из крестьян и рабочих», ни то, что старая интеллигенция «дала отдельные единицы и десятки смелых и революционных людей». Но все это не может изменить основного вывода: «в условиях капитализма интеллигенция состояла прежде всего из людей имущих классов» и вся она в целом «кормилась у имущих классов и обслуживала их».

Судьба этой старой интеллигенции после Октябрьской революции, мучительный процесс ее дифференциации и разлома проходит перед нами в коротком очерке, где в каждую фразу сжаты целые годы. Мы вспоминаем борьбу части старой интеллигенции с советской властью, ее саботаж, вредительство, «Шахтинское дело», процесс «Промпартии», другие «дела», где старые профессора и инженеры переменили свою профессию на профессию шпионов и диверсантов, вычеркнув себя тем самым из рядов интеллигенции. Мы вспоминаем выжидательно настроенных «службистов» и осторожных чинуш, так и поседевших в своем «выжидании». Мы вспоминаем и тех, кто искренно и честно отдавал свои знания и опыт рабочему классу, вместе с ним учился новой технике, вместе с народом строил социализм. Властная рука пролетарской диктатуры ломала сопротивление саботажников, рассеивала гнезда вредителей; неумолимое время и законы природы выводили из строя состарившихся в выжидании; честные, преданные специалисты сливались с широким потоком новых людей, растворялись в недрах новой интеллигенции.

Он шел неудержимо, этот бурный процесс формирования, мобилизации и собирания сил новой интеллигенции. Великая гордость и радость завершенного дела звучат в словах вождя народа, когда он говорит:

«Сотни тысяч молодых людей, выходцев из рядов рабочего класса, крестьянства, трудовой интеллигенции пошли в вузы и техникумы и, вернувшись из школ, заполнили поредевшие ряды интеллигенции. Они влили в интеллигенцию новую кровь и оживили ее по-новому, по-советски. Они в корне изменили весь облик интеллигенции, по образу своему и подобию».

Так создалась новая, советская, **народная** интеллигенция, тесно связанная с народом и готовая служить ему верой и правдой.

Она создалась не случайно, не стихийно, она была выращена огромными усилиями большевистской партии, которая всегда и постоянно утверждала необходимость и обязательность создания своей, новой, пролетарской интеллигенции. Партия не уставала повторять, что без такой новой, безраздельно преданной народу, интеллигенции социализм не может быть осуществлен, социалистическое общество не может развиваться.

Кто не помнит исторической речи Ленина на III съезде комсомола, где Владимир Ильич призывал к учебе, где он говорил, что не может быть коммуниста без овладения знаниями, культурой! Сразу после Октябрьской социалистической революции партия стала искать и находить средства для воспитания своих кадров специалистов, своей интеллигенции. В 1928 г. товарищ Сталин призвал молодежь взять крепость науки. «Рабочий класс не может стать настоящим хозяином страны,— учил товарищ Сталин,— если он не сумеет выбраться из некультурности, если он не сумеет создать своей собственной интеллигенции, если он не овладеет наукой и не сумеет управлять хозяйством на основе науки».

В исторической речи на совещании хозяйственников в 1931 г. товарищ Сталин в числе знаменитых «шести условий», поставил задачу — **«добиться того, чтобы у рабочего класса СССР была своя собственная производственно-техническая интеллигенция»...**

С железной последовательностью и настойчивостью партия шла к решению этой задачи,— и теперь, на XVIII съезде ВКП(б), партия подводит итог этой своей гигантской работы:

«В итоге мы имеем теперь многочисленную, новую, народную, социалистическую интеллигенцию, в корне отличающуюся от старой, буржуазной интеллигенции как по своему составу, так и по своему социально-политическому облику» (Сталин).

Эта новая, взращенная партией, социалистическая интеллигенция стоит у руководства страной, она управляет ее хозяйством на основе науки — и в этом громадная победа партии, величайшее торжество социалистического дела. Новая интеллигенция пользуется уважением, дружбой и доверием народа, ибо она вышла из его недр, воспитана партией Ленина — Сталина и служит народу верой и правдой.

Товарищ Сталин жестоко высмеивает и бичует тех путаников, которые к новой, советской интеллигенции пытаются относиться, как раньше относились к буржуазной интеллигенции или как к «людям второго сорта». Может быть и не так много этих путаников, но они еще есть и их ошибки — не мелкие, не практические, а **принципиальные** ошибки. Товарищ Сталин раскрывает глубокое, коренное существо этой ошибки, ее большую опасность.

«Мы хотим,— говорит он,— сделать всех рабочих и всех крестьян культурными и образованными, и мы сделаем это со временем».

Вот о чем идет речь, вот к чему партия ведет наш народ! Нельзя без глубокого, захватывающего волнения читать эти уверенные, полные твердой воли, слова великого вождя трудящихся. Да, так будет! Наш народ будет целиком состоять из образованных и культурных людей. Это наш, ленинский, сталинский путь к коммунизму! Только таким будет коммунистическое общество, к которому ведет нас партия Ленина — Сталина.

Вот почему вопрос о советской интеллигенции — вопрос принципиальный, коренной, теоретический вопрос. Вот почему взгляды, враждебные к советской интеллигенции, несовместимы с позицией партии.

Вот почему партия и товарищ Сталин разбивают эти вредные взгляды, мешающие работать советской интеллигенции, мешающие работать партии, преграждающие дорогу к коммунизму.

Большевистская партия вырастила новую, народную интеллигенцию. Она будет непрерывно, в растущей прогрессии, увеличивать ее кадры. Последовательно, в процессе развития социалистического общества, будут стираться грани физического и умственного труда. И партия Ленина — Сталина поднимает советский народ на сияющую вершину коммунизма, где все общество будет состоять из образованных, культурных людей.

«Мы сделаем это»,— сказал товарищ Сталин. И мы знаем: нет силы в мире, которая помешает осуществить то, что сказала большевистская партия.

(«Известия Советов Депутатов трудящихся СССР», № 60 (6830) 14 марта 1939 г.)

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Série biologique — Серия биологическая

И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

О НАПРАВЛЕНИЯХ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Среди антидарвинистических теорий последнего времени, развиваемых на Западе, особо видное место занимают «теории» направленности эволюции (исторического развития организмов), представляющие дальнейшее развитие теории ортогенеза Гааке и Эймера как особой разновидности ламаркизма. Вначале это были механистические представления, не лишенные, конечно, элементов идеализма. У нас в Союзе это течение нашло свое отражение в «номогенезе» Л. С. Берга и в «исторической биогенетике» Д. Соболева. К этой же категории относятся и довольно грубо механистические построения австрийского палеонтолога О. Абеля, говорящего о «законе инерции» в органическом развитии. Эти представления приобретали, однако, затем все более яркую идеалистическую окраску. В настоящее время расцвет виталистических взглядов в Германии, особенно в виде так называемого холизма (учение о существовании особых факторов целостности организмов), выразился в появлении целого ряда статей по теории эволюции, в которых всячески подчеркивается закономерная направленность эволюционного процесса, руководимого как будто какими-то внутренними силами. В особенности выделяются своими мистическими выводами статьи палеонтологов Шиндевольфа, Даке, Бойрлена, видящих в процессе эволюции органического мира выражение «творческой воли живого» и т. п.

Материал, которым оперируют эти теоретики фашизма, неравноценен, но в общем он сводится к двум группам фактов, которые не могут быть нами игнорируемы и которые приводят к постановке двух независимых друг от друга проблем:

1) проблемы ограниченности числа возможных путей эволюции и

2) проблемы закономерности смены фаз в процессе эволюции отдельных исторических рядов форм (филогенетических «ветвей»).

I. Указания на ограниченность числа взаимных путей эволюции имеют некоторое фактическое обоснование, но не имеют всеобщего значения и используются для неверных выводов. При возникновении действительно новых форм, означающих новый этап в эволюции какой-либо группы организмов, они всегда развиваются далее не в одном направлении, а расходятся в разных направлениях, выражая разнообразные типы приспособления к различной среде и к разным ее сторонам. Это было высказано уже в известном принципе расхождения признаков Ч. Дарвина. В новейшее время это было сформулировано Г. Осборном в виде «закона адаптивной радиации», опирающегося на огромный палеонтологический материал. Г. Осборна никак нельзя заподозрить в чрезмерных симпатиях к учению Ч. Дарвина (он является в основном ламаркистом-ортогенетиком), и его закон адаптивной радиации есть лишь достаточно объективное отражение весьма постоянных исторических соотношений.

Однако, вполне естественно, что в частных филогенетических ветвях (отдельных родословных рядах), по мере их прогрессивного приспособления к частным условиям существования, т. е. по мере их специализации, число возможных путей эволюции все более ограничи-

вается. Это понятно именно с материалистических позиций, так как эти пути определяются конкретными соотношениями между организмом и средой, в которых исторически сложившаяся наследственная структура организма имеет огромное значение. Сложная организация не может быть изменена в любых направлениях без нарушения ее жизненности, и чем она сложнее и чем более она связана в своих приспособлениях с известными сторонами внешней среды, тем меньше степень свободы этих изменений.

И все же даже известный исторический ряд ископаемых лошадей, показывающий нам постепенный ход их специализации (исчезновение боковых пальцев, образование высокой призматической коронки и специализация зубов, увеличение общих размеров и др.), в самом деле вовсе не представляет собой одной филогенетической ветви, развивающейся в одном лишь направлении, как это казалось еще недавно. Новейшие исследования огромного палеонтологического материала, проведенные в Северной Америке трудами, главным образом, В. Мэтью и Г. Осборна, показали, что в самом деле это целый пучок родословных ветвей со многими разветвлениями. Из всех этих ветвей и разветвлений огромное большинство вымерло, не оставив никакого потомства. Само собой разумеется, что если мы ищем предков современной лошади (лошади и ей близких осла, зебры) среди всего этого богатства форм, то мы должны притти к одному ряду, так как только один исторический ряд и мог привести к определенной современной форме. Проблема крайней ограниченности путей эволюции представляет в значительной мере ложную проблему, и теории ортогенеза в этом смысле просто неверны (я не говорю уже о том, что большинство рядов, которыми оперируют сторонники теории ортогенеза, представляют собой искусственно подобранные ряды форм, а вовсе не настоящие генеалогические ряды предков).

Вместе с тем мы, однако, не можем не отметить еще раз, что одностороннее развитие, т. е. прогрессивная специализация, бесспорно вносит известные ограничения в возможности дальнейшей эволюции.

В этой связи следует напомнить слова Фр. Энгельса: «Суть же дела в том, что каждый прогресс в органическом развитии является в то же время и регрессом, ибо он фиксирует одностороннее развитие и исключает возможность развития во многих других направлениях» («Диалектика природы»).

Несколько сложнее обстоит дело со второй группой фактов, которая и послужит основным материалом нашего разбора.

II. Указания на закономерность в смене фаз и ограниченность эволюции отдельных ветвей. Эти утверждения основаны на целом ряде бесспорных фактических данных. Однако, и здесь они послужили поводом для совершенно неверных выводов.

Уже современник Ж. Кювье, итальянский натуралист Джиованни Броки полагал, что каждая форма организмов имеет свой срок жизни, после которого эта форма осуждена на вымирание. Эта мысль, связанная с проведением сравнения между историей филогенетических ветвей и циклом индивидуальной жизни, повторяется многими палеонтологами до последнего времени. При этом нередко весьма упрощаются представления о развитии. Палеонтолог Э. Коп и зоолог Т. Эймер говорили об эволюции, как об органическом росте, и то же самое мы видим у Д. Соболева и у других авторов. Аналогия между историческим и индивидуальным развитием широко приводится и во многих писаниях ряда палеонтологов. Современный расцвет идеализма дает этим представлениям своеобразную, иногда глубоко мистическую окраску. Так, К. Бойрлен видит в приспособительной эволюции победу смертной материи над бессмертным духом и соответственно полагает, что эволюция с необходимостью ведет к вымиранию, за исключением одной лишь

ветви живых существ, ветви, ведущей к человеку, в которой победа духа обеспечивает неограниченное процветание. Такие представления не имеют вообще никакой почвы в фактах и указывают лишь на крайне глубокое падение научной мысли.

Самая аналогия между эволюцией и развитием особи крайне поверхностна. В основе обеих форм развития лежат совершенно различные факторы. Факторы индивидуального развития вскрываются эмбриологией. Движущей силой является здесь в основном взаимодействие частей самого организма. Факторы эволюции были вскрыты Ч. Дарвином и сводятся в основном к различным формам взаимодействия между организмом и окружающей средой, которые Дарвин назвал борьбой за существование. Жизнь особи неизбежно кончается смертью, которая является последней фазой в истории развития особи, логическим ее завершением. Историческое развитие организмов не ограничено никакими пределами. Даже специализированные формы организмов существуют иногда в течение долгих геологических периодов. Вспомним плеченогое лингула, существующее почти без изменения с кембрия доныне, т. е. в течение всей известной нам геологической истории живых существ; обычных жаброногих раков, имеющих подобный же геологический возраст; известного рака лимулус или двудышащую рыбу цератодус, живущих без крупных изменений от начала мезозоя до настоящего времени. Между развитием особи и историческим развитием (эволюцией) организмов имеются, следовательно, весьма глубокие различия. Закономерности обеих форм развития лежат в различных плоскостях.

Историческая длительность существования, а также темпы преобразования определенных растений или животных весьма различны, и у нас нет никаких оснований предполагать, что процесс эволюции регулируется внутренними силами, с неизбежностью ведущими организм к вымиранию.

Поэтому некоторые авторы полагают, что вымирание вызывается не внутренними, а внешними причинами — резкими изменениями климата на грани геологических периодов и связанными с этим изменениями в распределении растительных, а, следовательно, и животных организмов. Мы не отрицаем значения факторов внешней среды, однако, отмечаем, что ведь эти изменения не имели характера катастроф, уничтожающих всю жизнь, и в то время, как одни формы вымирали, другие изменялись и расцветали. Следовательно, дело не в одних внешних факторах, но и в самых организмах. Дарвинисты нередко пытаются это выразить, говоря, что вымирание есть результат гибели в борьбе за существование. Это, конечно, верно, но тем более нас интересует другой вопрос — почему одни формы гибнут, а другие не только не гибнут в этой борьбе, но, наоборот, прогрессивно развиваются и достигают высших форм жизни.

Во всяком случае вымирание не есть общий неизбежный результат эволюции вообще, а лишь выражение своеобразных соотношений между развивающимся организмом и изменяемой средой, довольно, однако, закономерно наступающих в отдельных филогенетических ветвях.

Целый ряд крупнейших палеонтологов-эволюционистов, начиная с основателя палеобиологии Владимира Ковалевского, пытались выяснить сущность этих закономерностей. В. Ковалевский установил, что прогрессивная специализация принимает иногда такие формы, что заводит организм в тупик, закрывающий возможность дальнейших приспособительных изменений. Американский палеонтолог Эд. Коп обобщил эти выводы и показал на большом фактическом материале, что новые прогрессивные формы возникают всегда от неспециализированных предков. С. Крамптон и Д. Роза пытались доказать, что специализация связана с сокращением изменчивости и что вымирание есть

результат утери пластичности организмов в результате их специализации. Однако, мы уже отметили, что специализация, если и означает иногда замедление и даже почти остановку эволюции, все же не обязательно связана с вымиранием. Наконец, палеонтолог О. Марш обратил внимание на значение скорости специализации — ветви, быстро расцветающие и быстро специализирующиеся, также быстро идут и навстречу вымиранию. Здесь можно было бы сослаться на быструю специализацию давно вымерших териодонтов («зверезубых») и значительно более медленную эволюцию млекопитающих; на быструю специализацию вымерших литоптерн в Южной Америке и более медленное развитие настоящей лошади в Северной Америке; на быструю специализацию вымерших саблезубых кошек (махайродонтид) и более медленную специализацию настоящих кошек и др.

Если, таким образом, выясняется значение специализации в ограничении эволюции, то мы должны сейчас же поставить и другой вопрос — неизбежна ли вообще узкая специализация, единственный ли это путь эволюции? Возможны ли другие пути и существует ли вообще какая-либо закономерность в смене фаз эволюционного процесса?

Несомненно, что известные закономерности в смене фаз эволюционного процесса имеются. Эти закономерности были отмечены частью уже Э. Копом, но нашли гораздо более глубокое отражение у нас в Союзе во взглядах академика А. Н. Северцова. Проводя четкое разграничение понятий биологического и морфологического процесса, А. Н. Северцов устанавливает, что биологический процесс может в различных рядах формы достигаться разными путями: 1) путем общего усложнения организации, связанного с подъемом жизнедеятельности, что А. Н. Северцов назвал ароморфизмом; 2) путем приспособления к известным частным условиям существования, что А. Н. Северцов называл идиоадаптацией; 3) путем эмбриональных приспособлений или ценогенезов или, наконец, путем морфо-физиологического регресса.

Для разбираемого нами вопроса имеет особый интерес устанавливаемая А. Н. Северцовым типичная смена фаз эволюционного процесса. Путем ароморфозов создавались большие группы животного царства, представители которых переходили затем на путь идиоадаптации, нередко кончающейся в отдельных генеалогических рядах узкой специализацией. Если эволюция есть результат естественного отбора, покоящегося на борьбе за существование, то в основе этой смены фаз должна лежать закономерная смена форм борьбы за существование и соответственная смена форм естественного отбора.

Вопрос о различных формах естественного отбора вообще еще недостаточно разработан, но и здесь накопилось уже немало ошибок, сделанных различными толкователями учения Дарвина, и в особенности неодарвинистами. Я не могу здесь на этом останавливаться и ограничусь лишь замечанием, что если переживание более приспособленных особей покоится на гибели мало приспособленных к данным условиям жизни, то в основе разных форм естественного отбора должны лежать различные формы элиминации, т. е. уничтожения особей в борьбе за существование.

Общая элиминация стихийными силами, уничтожение отдельных особей неблагоприятными условиями климата, истребления организованными врагами или голодовка в результате внутривидовой конкуренции за пищу — это столь разнородные проявления борьбы организмов за свое существование (эта разнородность была особенно подчеркнута Ф. Энгельсом), что они не могут не дать качественно различной окраски процессу естественного отбора, а следовательно, и всей эволюции.

Я различаю элиминацию общую и индивидуальную, затем возрастную элиминацию и, наконец, прямую и косвенную. Эти основные

формы элиминации разнообразно между собой комбинируются и, конечно, могут быть расчленены далее.

Общая элиминация означает неизбирательное уничтожение факторами подавляющей силы, от которой гибнут все особи, попавшие в сферу действия этих факторов,— высыхание водоема для рыб и личинок амфибий, эпидемии и бактериальные заболевания, враги подавляющей силы (птицы для многих насекомых и их личинок).

Индивидуальная элиминация означает избирательное уничтожение особей, менее защищенных от данных абиотических или биотических факторов.

Возрастная элиминация означает неизбирательное или избирательное уничтожение особей преимущественно в определенном возрасте на стадии яйца, эмбриона, чаще в личиночном или молодом, реже — в половозрелом (многие насекомые, личинки которых развиваются в земле или тканях растений) состоянии.

Прямая элиминация означает непосредственное истребление врагами или физическими факторами среды (может быть общей или индивидуальной, возрастной).

Косвенная элиминация означает полное или частичное устранение от размножения в результате конкуренции за пищу (через голод и недоразвитие половых продуктов), за спаривание, за выведение потомства (в первом случае иногда ясно выражен возрастной характер косвенной элиминации, которая всегда бывает индивидуальной).

Если данная форма подвергается значительному истреблению (общей элиминации), то в борьбе за существование получают известные преимущества более плодовитые и рано созревающие особи. Пластичность такой формы поддерживается на высоком уровне. Если это истребление физическими факторами или организованными врагами имеет избирательный характер (индивидуальная прямая элиминация), то возможна довольно быстрая эволюция данной формы.

В случае приобретения таким организмом каких-либо преимуществ общего значения, уменьшающих его истребляемость и дающих ему поэтому возможность захватить новые места в природе, произойдет быстрое увеличение численности данной формы и ее широкое расселение. Это и есть то поднятие организации на высший уровень, которое А. Н. Северцов обозначил как ароморфоз. Результатом широкого расселения неизбежно будет дифференциация еще пластичного вида на местные географические и экологические (различающиеся по образу жизни) формы, т. е. типичная адаптивная радиация. Таким образом ароморфоз ведет к процветанию и вполне закономерно завершается идио-адаптацией.

С возрастанием численности данных форм и увеличением плотности их населения борьба за существование неизбежно усложняется вследствие все возрастающего значения внутривидовой конкуренции с ее косвенной элиминацией. Дифференциация и расхождение признаков, означающие каждый раз временное снятие остроты этой конкуренции, имеют свой предел, диктуемый малой численностью дробных группировок. Обострение внутривидовой конкуренции приводит в дальнейшем, при явлениях периодической голодовки, к наиболее глубокой специализации (отбор на экономичность), к снижению плодовитости и, нередко, при увеличении смертности молоди (возрастная элиминация), к отбору на максимальную длительность жизни взрослого животного. Все это вместе взятое означает неоднократно отмечавшееся уменьшение пластичности специализированных форм. Иногда оно связано и с увеличением общих размеров тела (закон Депере). Таким образом идио-адаптация процветающей формы вполне закономерно переходит в спе-

циализацию, связанную с утерей пластичности и постепенным замедлением эволюции. Это само по себе еще не означает вымирания. Однако, это ставит организм перед опасностью вымирания при всяком достаточно быстром изменении внешней среды с ее физическими и органическими факторами. Сказанное можно было бы пояснить множеством примеров. Мы ограничимся ссылкой на возникновение рептилий, как первых вполне сухопутных позвоночных, широко расселившихся в начале мезозоя и не имевших никаких врагов. Они быстро дали начало невероятному разнообразию форм, заселивших всю сушу и завладевших затем и воздухом и водой. Это процветание приводило, однако, по мере дальнейшей дифференциации, ко все большей специализации (а в некоторых ветвях и к увеличению размеров). Темп их эволюции все более замедлялся и при изменении жизненной обстановки, связанной с изменением климата в конце мезозоя и возникновением новых, более высоких форм жизни (млекопитающих и птиц), они не могли соответственно перестроиться и должны были вымереть.

Описанная смена фаз — от ароморфоза к идиоадаптации и, наконец, специализации — является типичной последовательностью в эволюции отдельных филогенетических ветвей. Эта смена связана со сменой форм борьбы за существование для организма, приобревшего известные преимущества, защищенного от врагов и поэтому распространяющегося на все более значительные пространства и увеличивающегося в своей численности. Эта смена фаз не означает внутренней направленности процесса эволюции организма как такового, а определяется именно сменой форм борьбы за существование, т. е. изменением конкретных соотношений между организмом и средой. При введении новых факторов, меняющих характер борьбы за существование (как, например, при появлении новых форм хищников), и процесс эволюции неизбежно примет иное направление (в данном случае вследствие ослабления конкуренции).

Указанная последовательность в смене фаз эволюции отдельных филогенетических ветвей является поэтому типичной, в особенности для высших и наиболее защищенных представителей данной эпохи, но далеко не единственно возможной. Нет никаких оснований говорить об особом ортогенезе или номогенезе, а тем более мы должны решительно отвергнуть, как совершенно ненаучную, мистику современных идеалистов Запада.

Только дарвиновский принцип естественного отбора, основанного на борьбе за существование, при учете ее качественной специфики на различных этапах, дает нам исчерпывающее объяснение закономерного хода эволюции и направленности развития специализирующихся ветвей. Именно теория Ч. Дарвина дает нам предельно ясное понимание тех процессов, которые лежат в основе типичной смены фаз, которую академик А. Н. Северцов отметил в своих «Главных направлениях эволюционного процесса».

Институт эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова
Академия Наук СССР

Поступило
8. II. 1939

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Série biologique Серия биологическая

В. Е. РУЖЕНЦЕВ

ЗНАЧЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА ДЛЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ СИСТЕМАТИКИ АММОНИТОВ

(*Представлено академиком* **А. А. Борисяком**)

Я думаю, что построение в пределах одного класса групп, находящихся в подчиненном значении друг к другу, может быть естественным только будучи генеалогическим.

(Ч. Дарвин)

I

Современные представления о взаимоотношении онтогенеза и филогенеза глубоко отличаются от прежних, особенно резко выраженных в работах Геккеля. Там эти два понятия метафизически разорваны; в наших представлениях они неразрывно связаны, как части единого процесса движения органического мира. Поэтому, если раньше биолог занимался эволюцией взрослых животных, то теперь он ставит ту же проблему значительно глубже, пытаясь разрешить ее с точки зрения эволюции онтогенезов. Такой метод исследования открывает огромные возможности для дальнейшего развития палеонтологии.

Ч. Дарвин придавал большое значение тому факту, что в развитии современных животных повторяются стадии животных вымерших. Он писал: «Агассиц и многие другие компетентные судьи утверждают, что древние животные сходны до известной степени с зародышами новых животных того же самого класса и что геологическая последовательность вымерших форм почти параллельна с эмбриональным развитием форм нынешних. Такой взгляд удивительно хорошо согласуется с нашей теорией». И в другом месте: «...зародыш представляет собой как бы сохраняемый природой портрет прежнего и менее измененного состояния вида». В своей автобиографии Дарвин отмечает, что у него хватило бы материала по этому вопросу на целую главу, и сожалеет, что не развил его подробнее. Обстоятельную разработку проблемы взаимосвязи онтогенеза и филогенеза взял на себя Ф. Мюллер, друг и последователь Дарвина.

Новые идеи, возникшие в основном на базе эмбриологических исследований, очень скоро нашли огромную поддержку со стороны палеонтологии. В этом отношении особенно выделяются работы американского палеонтолога Хайатта, который, на основе изучения цефалопод и независимо от исследований Мюллера, дал замечательные по тому времени формулировки некоторых закономерностей в развитии организмов. В работах Хайатта отражены в сжатой форме все основные положения современной разработанной и стройной теории филэмбриогенезов. На основании изучения палеонтологического материала Хайатт правильно наметил общие закономерности филогенеза, дальнейшая разработка которых имела место в блестящих исследованиях А. Н. Северцова.

Теория филэмбриогенезов учит нас, что повторение признаков (рекапитуляция) может зависеть от многих условий. Прежде всего оно

будет зависеть от времени появления филэмбриогенеза, как фактора, нарушающего историческое, унаследованное течение развития организма. Дальше характер рекапитуляции обусловливается ускорением развития, сдвиганием признаков в филогенезе на более ранние стадии онтогенеза. Всякое состояние организации, характеризующее некоторую стадию предка, у потомка, при наличии надставки, может встречаться на какой-то более ранней стадии и притом в более примитивном виде. Следовательно, строго говоря, повторения в онтогенезе потомка взрослого состояния предка вообще быть не может. Рекапитулируются только признаки эмбриональной, личиночной или юношеской стадии, причем рекапитуляция тем полнее, чем на более поздней стадии онтогенеза произошло нарушение первичного развития и чем меньше искажений внесено в результате сдвигания стадий.

II

Трудно сказать, когда внимание исследователя было впервые привлечено таким фактом, как наличие у юных аммонитов признаков, сближающих их с более примитивными представителями того же отряда, так называемыми гониатитами. Известно, что на этот факт обратили внимание уже Леопольд Бух и Квенштедт; однако они были далеки от того, чтобы связывать его с эволюцией животных.

Хайатт был первым исследователем, который, установив так называемый закон ускорения развития и применив его на практике, показал, какое огромное значение для развития палеонтологии имеет изучение последовательных стадий индивидуального развития. Очень много в этом отношении сделал Бранко, собравший значительное количество нового фактического материала по онтогенезу; однако, его исследования носили скорее морфологический, чем генетический характер. Используя тот же метод, А. П. Карпинский пошел по другому пути. В своем исследовании эволюции семейства Prolecanitidae, в работе, которая заслуженно считается классической по этому вопросу, он показал, какие огромные возможности для понимания филогенетических взаимоотношений таит в себе метод онтогенетического исследования ископаемых фаун. Горячий сторонник Хайатта и Карпинского, Д. П. Смит целиком стал на сторону нового метода исследования, пропагандируя его с поэтическим увлечением. Он обогатил науку онтогенетическим исследованием многих групп, не изученных до того в этом отношении. Одним словом, введенный Хайаттом в палеонтологию новый принцип работы завоевывал все больший и больший круг сторонников.

Однако, первые исследователи нередко пытались подойти к разрешению филогенетических вопросов слишком ортодоксально, усматривая в онтогенезе не только более или менее четкое отображение пройденного пути развития, но и фактическое указание на конкретные древние роды. Смит писал (1897): «Каждая стадия роста представляет какой-нибудь вымерший предковый род... Посредством сравнительного изучения личиночных стадий и взрослых форм натуралист находит ключ к родству и получает возможность выстроить роды в генетические ряды». Такой подход, носивший нередко характер дедуктивного построения, не мог обеспечить создания устойчивых филогенетических схем, ибо для этого недоставало проверки сделанных выводов посредством изучения каждого данного генетического ряда на базе конкретного и все более древнего фактического материала. Смит неоднократно указывал на работу Карпинского как на классический пример, подтверждающий важность нового метода исследования. Однако, сам Карпинский, учитывая все значение согласованного онто- и филогенетического изучения палеонтологического материала, отдавал себе отчет в

тех трудностях, которые стоят на пути практического приложения основного биогенетического закона.

Новейшая ревизия старых филогенетических построений и классификационных схем показывает, что в работах Хайатта и Смита существовал определенный разрыв между глубокими теоретическими выводами, с одной стороны, и довольно поверхностными практическими результатами — с другой. На той ступени развития палеонтологических знаний это было, пожалуй, неизбежно. Названные ученые стремились недостаток фактического материала восполнить теоретическими обобщениями.

Несмотря на некоторую неудачу старых классификационных схем, мы можем утверждать, что метод онтогенетического исследования остается единственным надежным методом, ведущим к правильной, генетически обоснованной систематике. Только видовая характеристика может быть дана, с большей или меньшей законченностью, на основании изучения взрослых экземпляров. Однако, и в этом случае онтогенез дает возможность избежать такого положения, когда молодые формы уже установленного вида описываются как новые виды или даже роды. Но как только мы переходим к разграничению родов и тем более семейств, онтогенетический метод исследования становится единственно возможным способом правильного разрешения систематических вопросов.

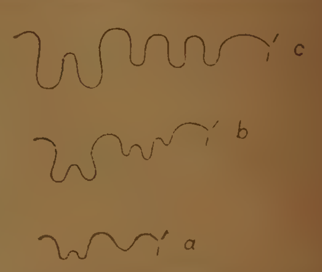
Однако, не все онтогенетические стадии имеют одинаковое значение для выяснения филогенеза. Признаки наименее сдвинутые, т. е. самые поздние в онтогенезе, должны иметь наибольшее сходство с признаками отвечающих им стадий филогенеза. Наоборот, признаки личиночной стадии, претерпевшие максимальное видоизменение по сравнению с тем состоянием, в котором они характеризовали взрослое животное, должны иметь наименьшее сходство с признаками отвечающих им весьма отдаленных предков. Иными словами, чем глубже мы спускаемся по лестнице развития данного организма, тем более неясными делаются показатели рекапитуляции. Это правило дает ценные указания в отношении методики филогенетических исследований. Весь ход онтогенеза показывает общее направление развития данной группы, но только его более поздние стадии могут дать указания на конкретные предковые роды.

Поэтому, чтобы получить достоверные данные о филогенезе интересующей нас группы ископаемых животных, мы должны концентрировать внимание на поздних онтогенетических стадиях с целью отыскания ближайших предков, затем переходить к онтогенезу этих последних и т. д. Только в результате такой кропотливой работы, при наличии достаточного количества ископаемых форм, постепенно сменявших одна другую во времени, можно сделать обоснованные филогенетические выводы и дать рациональное, т. е. генетически обоснованное, распределение на роды и семейства.

Некоторые палеонтологи могут возразить на это, что при наличии достаточного количества переходных форм филогенетические отношения можно определить и без онтогенеза. Такой вывод был бы, однако, совершенно неправильным. Развитие животного мира было чрезвычайно сложным процессом. Многие предковые различные между собой формы могли давать на разных ступенях развития морфологически сходных потомков, ибо, как ни разнообразны жизненные процессы, явления конвергенции и параллельного развития все же встречаются на их пути очень часто. Палеонтологическая практика изобилует такими примерами, когда генетически далекие формы объединялись или ставились в близкое родство только благодаря внешнему сходству взрослых экземпляров. Онтогенетическое исследование может быть в

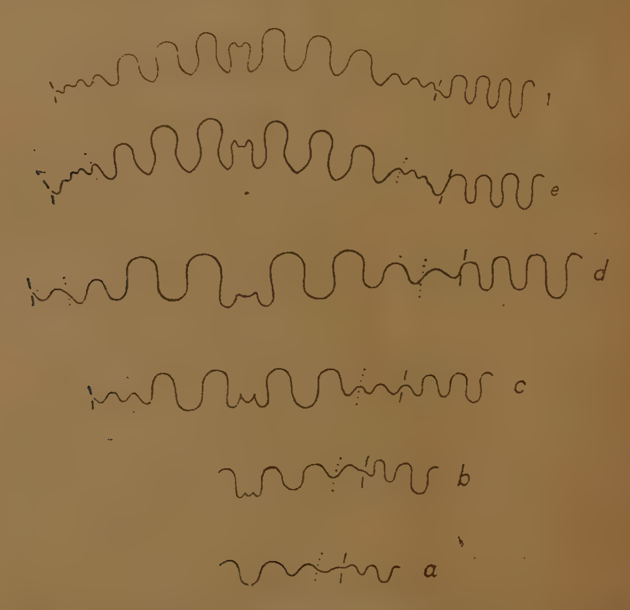
таком случае единственным способом разрешения тех или иных спорных вопросов. Для подтверждения сказанного я приведу два достаточно характерных примера.

В 1887 г. итальянский палеонтолог Джеммелляро установил два новых рода: Adrianites и Agathiceras. В течение очень долгого времени после этого в палеонтологической литературе шел спор о том, должны ли объединенные под этими названиями виды относиться к одному роду или к двум. Даже в 1915 г. в большой монографии Ганиэля все соответствующие формы описаны под одним родовым названием (Agathiceras). Между тем в результате самых простых онтогенетических наблюдений можно легко убедиться, что Adrianites и Agathiceras относятся не только к двум родам, но и к двум резко различным семействам.



Фиг. 1. Agathiceras sp. Развитие лопастной линии. *a* — при Ш = 1.0 мм (× 19). *b* — при Ш = 1.5 мм (× 19). Стадия Proshumardites. *c* — при Ш = 2.0 мм (× 19). Левый берег р. Сакмары, железнодорожная выемка в 3 км к востоку от дер. Мухамедьярова. Верхний карбон

На фиг. 1 можно видеть развитие лопастной линии Agathiceras sp. из верхнекаменноугольных отложений. При ширине оборота 1.0 мм мы наблюдаем одну простую боковую лопасть, которая при Ш = 1.5 мм превращается в широкую резко трехраздельную лопасть, а при Ш = 2 мм — в три вполне обособившихся боковых лопасти. Таким образом онтогенез лопастной линии рода Agathiceras протекает за счет трехчленного деления первичной боковой лопасти.



Фиг. 2. Crimites krotowi Karp. Развитие лопастной линии. *a* — при Ш = 0.5 мм (× 17). *b* — при Ш = 1.0 мм (× 9.5). *c* — при Ш = 1.4 мм; В = 0.8 мм (× 9.5). Стадия Emilites. *d* — при Ш = 2.0 мм; В = 1.2 мм (× 9.5). *e* — при Ш = 3.5 мм; В = 1.9 мм (× 9.5). *f* — при Ш = 8.0 мм; В = 4.7 мм (× 3.75). Гора Жиль-тау, правый берег р. Жаксы-Каргалы. Артинский ярус

На фиг. 2 можно видеть развитие лопастной линии Crimites krotowi Karp. из артинского яруса. Этот род был выделен недавно, как наиболее примитивный представитель прежнего рода Adrianites s. l. Что касается вида Crimites krotowi, то он как раз и был отнесен А. П. Карпинским к роду Agathiceras. Всякий, кто проследит по рисунку течение онтогенеза, убедится, что в этом случае первоначальная боковая лопасть не испытывает никакого расчленения. Формирование новых боковых лопастей происходит в области умбо, откуда они постепенно смещаются на боковую и на внутреннюю стенки раковины. Следовательно, развитие перегородки раковины двух сравниваемых форм протекало в каждом случае совершенно особым способом.

Такой же длительный спор шел по поводу выделений родов Popanoceras (Hyatt) и Stacheoceras (Gemmellaro). Многие палеонтологи, среди них крупнейшие специалисты по цефалоподам, не считали обоснованным выделение рода Stacheoceras. Онтогенетическое исследование показывает, однако, что два указанных рода развивались совершенно различно. В этом легко убедиться, если сравнить фиг. 3 и фиг. 6. На первой показано развитие лопастной линии Popanoceras annae n. sp. из артинского яруса, на второй — развитие лопастной линии Stacheoceras (Waagenina) krasnopolskyi Karp. также из артинского яруса.

Фиг. 3. Popanoceras annae n. sp. Развитие лопастной линии. *a* — при В = 0.4 мм (× 19). *b* — при Ш = 1.1 мм (× 9.5). *c* — при Ш = 1.3 мм (× 9.5). *d* — при Ш = 1.6 мм (× 9.5). *e* — при Ш = 2.0 мм; В = 1.8 мм (× 9.5). *f* — при В = 2.0 мм; Д = 4.5 мм (× 9.5). Стадия Protopopanoceras. *g* — при В = 2..8 мм; Д = 5.5 мм (× 9.5). Продолжение той же стадии. *h* — при В = 4.3 мм; Д = 8.3 мм (× 9 .5). Стадия Popanoceras. *i* — при Ш = 7.3 мм; В = 9.0 мм (× 3.75). Гора Жиль-тау, правый берег р. Жаксы-Каргалы. Артинский ярус

Существенное различие в онтогенезе двух родов сводится к следующему. У Popanoceras первоначальная внутренняя боковая лопасть испытывает несимметричное двухчленное деление, а у Waagenina — симметричное трехчленное. Развертывание первоначальной умбональной лопасти происходит в обоих случаях совершенно различно. Можно было бы указать и на ряд других отличий, которые всякий может видеть сам при внимательном сравнении двух фигур. Следовательно, при наличии своевременных онтогенетических наблюдений систематическое положение двух родов было бы ясно с самого начала их выделения.

Разобранные выше примеры говорят о том, что систематика ископаемых организмов, основанная только на внешнем, морфологическом сравнении взрослых форм, не может быть естественной систематикой. Займемся ли мы выяснением взаимосвязи между различными родами того или иного семейства или обратимся к филогенетическим рядам, искусственно скомбинированным на основе внешнего сходства различ-

ных форм, мы всегда, в результате онтогенетического исследования, убеждаемся в наличии ошибок или противоречий, неизбежных при обычном, описательном методе работы. Из приведенных выше примеров, которые можно было бы расширить за счет многих других групп, необходимость дарвиновских принципов в палеонтологической работе становится очевидной. Только на основе учения Дарвина палеонтолог в состоянии дать естественную систематику ископаемых организмов.

Большой заслугой Геккеля является то, что он указал и пропагандировал три метода изучения филогенеза, подчеркивая необходимость согласованного их использования (принцип тройного параллелизма). Палеонтологический метод восстанавливает строение вымерших организмов на основании изучения окаменелостей, но было бы неправильно думать, что значение его ограничивается этим. На основе детальных стратиграфических исследований и при наличии достаточного количества сохранившихся органических остатков можно изучить основные переходы в пределах данного филогенетического ряда.

Однако, здесь же нужно отметить, что сам по себе этот метод, даже в том широком смысле, какой ему придается сейчас, таит возможности больших ошибок. На помощь ему приходит эмбриологический метод, основанный на применении закономерностей рекапитуляции и позволяющий делать выводы о предковых формах путем наблюдения последовательности онтогенетических стадий. Оба эти метода, прямой и косвенный, должны и могут применяться в полной согласованности и в целях взаимной корреляции. Третий, сравнительно-анатомический метод, при котором обращается внимание на организацию современных взрослых животных с точки зрения сопоставления высоко и низко организованных гомологических органов, поглощается в этом случае собственно палеонтологическим методом, по которому изучаются все переходы между остатками организмов, существовавших на различных этапах геологической истории, и все формы группируются по их сходству. Во всяком случае основная идея, сконцентрированная Геккелем в его принципе тройного параллелизма, должна распространяться и на область чисто палеонтологических исследований. Не может быть никакого сомнения, что только в результате комбинированного использования собственно палеонтологического и эмбриологического (или точнее для данного случая палеонтогенетического) метода исследование филогенеза аммонитов со всеми вытекающими отсюда результатами для их систематики будет находиться на правильном пути.

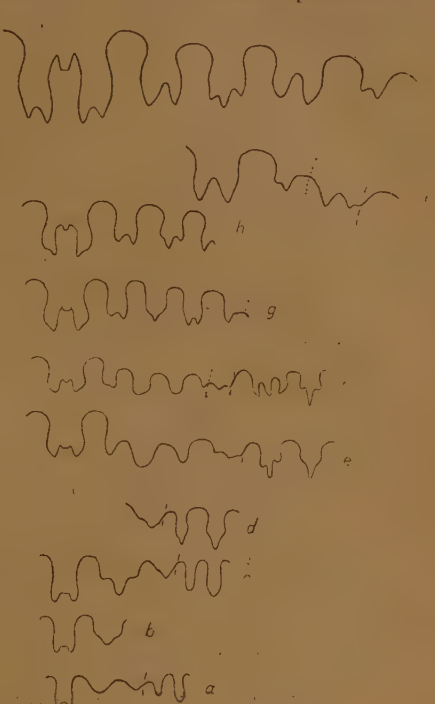
III

Чтобы наглядно показать значение онтогенетических наблюдений для выяснения последовательной эволюции представителей одного и того же генетического ряда, мы рассмотрим сейчас развитие семейства Vidrioceratidae в верхнепалеозойском море Урала. Это семейство было установлено Пламмером и Скоттом в 1937 г. До того все роды, которые сейчас относятся к новому семейству, считались принадлежащими к Popanoceratidae (Hyatt).

Пламмер и Скотт, руководствуясь внешними особенностями Vidrioceras, высказали мысль, что филогенетический ряд, объединенный ими в семейство Vidrioceratidae, произошел от мелких гониатитов, имеющих вид Nuculoceras. Такое предположение не оправдывается в результате онтогенетического исследования Vidrioceras. Поперечная пришлифовка раковин (фиг. 7b) показала, что в непионической стадии Vidrioceras имеет совершенно иную форму по сравнению с той, которую приобретает в более позднем возрасте. Первые 3—4 оборота его совершенно эволютные и чрезвычайно узкие при весьма широком умбо-

Следовательно, предка Vidrioceras нужно искать среди эволютных и широкопупковых гониатитов, т. е. среди форм, обладающих такими признаками, которые совершенно чужды роду Nuculoceras. Изучение молодых экземпляров Vidrioceras показывает также, что искомый предок должен обладать слабо развитой и только поперечной скульптурой.

Если мы обратимся к развитию лопастной линии (фиг. 4), то должны будем прежде всего констатировать, что Vidrioceras произошел от 8-лопастного гониатита. Наблюдая конечную фазу нерасчлененного состояния боковой лопасти, можно видеть, что ближайший предок Vidrioceras и всего семейства Vidrioceratidae отличался в юном возрасте одной своеобразной особенностью — сифонная лопасть его была очень узкая и значительно более длинная по сравнению с боковой лопастью. Таким образом, онтогенетическое исследование дает нам разностороннее указание относительно особенностей предка Vidrioceras.



Фиг. 4. Vidrioceras borissiaki n. sp. Развитие лопастной линии. *a* — при Ш = = 1.3 мм (× 9.5). Стадия Eoasianites. *b* — при Ш = 1.5 мм (× 9.5). *c* — при Ш = 1.8 мм; В = 0.8 мм (× 9.5). *d* — при Ш = 2.5 мм (× 9.5). *e* — при Ш = 3.0 мм (× 7.5). *f* — при Ш = 5.3 мм; В = 3.0 мм (× 4.5). *g* — при Ш = 9.2 мм; В = 5.0 мм (× 3.75). *h* — увеличение × 3.75 *i* — приумбональный отрезок лопастной линии (× 3.75). *k* — при В = 18.0 мм; Д = 35.0 (× 2.25). *a* — *i* — левый берег р. Сакмары; железнодорожная выемка в 3 км к востоку от дер. Мухамедьярова. *a* — *f* — с одного экземпляра, *g* — *i* — с разных. *k* — правый берег р. Урала, в 2.5 км к северо-западу от ст. Ильинской. Верхний карбон

Среди известных каменноугольных аммоней род Eoasianites больше всех других удовлетворяет всем указанным выше условиям. На фиг. 7a дана зарисовка поперечного сечения одного из верхнекаменноугольных представителей рода Eoasianites. На фиг. 7b можно видеть поперечное сечение Vidrioceras borissiaki n. sp., у которого начальные обороты, к сожалению, не сохранились, но общий характер юной раковины тем не менее совершенно ясен. Из сравнения этих двух фигур видно, что в непионической (личиночной) стадии раковина Vidrioceras ничем не отличается от раковины Eoasianites. В неанической (юношеской) стадии поперечные сечения становятся совершенно различными.

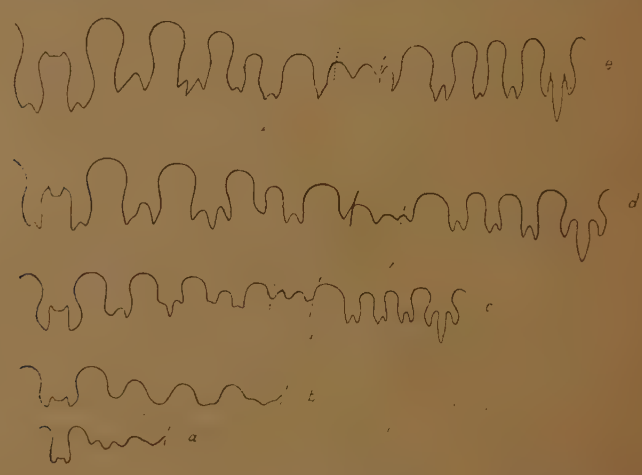
Лопастные линии Eoasianites и Vidrioceras обнаруживают значительное сходство на ранней стадии развития. Единственное отличие Vidrioceras сводится к тому, что у него сифонная лопасть более узкая, причем эта особенность сохраняется во времени. Среди известных нам каменноугольных аммоней нет ни одной формы, которая обладала бы такой узкой сифонной лопастью в личиночной стадии. Можно думать поэтому, что данная особенность либо не относится к числу палингенетических признаков, либо была унаследована от еще неоткрытого представителя рода Eoasianites.

Суммируя предыдущие замечания, мы должны признать, что по

характеру скульптуры, по развитию раковины и лопастной линии род Vidrioceras стоит чрезвычайно близко к Eoasianites. Во всяком случае нет другого рода, который можно было бы поставить на место последнего с бо̀льшим основанием.

На фиг. 4 показано развитие Vidrioceras borissiaki n. sp. При ширине оборота 1.5 мм (фиг. 4b) наблюдается первое появление признаков нового семейства — трехчленное деление боковой лопасти. При Ш = 1.8 мм (фиг. 4c) умбональная лопасть также становится на этот путь усложнения, но все внутренние лопасти сохраняют еще свое очертание. При Ш = 2.5 мм (фиг. 4d) они также приобрели способность к дальнейшему трехраздельному усложнению. С этого момента все лопасти Vidrioceras определили способ своего последующего развития, но темпы их дальнейшей дифференциации неодинаковы: наиболее энергично развиваются боковые лопасти, из которых каждая дает начало трем самостоятельным лопастям; умбональная лопасть развивается менее интенсивно, хотя все-таки в конце концов превращается в три самостоятельные лопасти; антисифонная лопасть становится резко трехраздельной, но ее ветви никогда не обособляются в качестве самостоятельных лопастей. Указанное усложнение в организации протекает в онтогенезе весьма энергично, так что уже при ширине оборота 5 мм все основные элементы новой лопастной линии выражены вполне отчетливо. В результате конечная стадия Vidrioceras не обнаруживает никакого сходства с анцестральным родом Eoasianites. Последний вывод справедлив не только в отношении лопастной линии, но также и в отношении формы раковины. Характерно то, что промежуточные стадии онтогенеза лопастной линии Vidrioceras borissiaki не отвечают каким-либо более древним родам. Не являясь унаследованными на данной стадии развития семейства, они только фиксируют скачкообразный переход от Eoasianites к Vidrioceras. Однако, у последующих родов те же стадии наблюдаются уже в качестве палингенетических.

Род Vidrioceras существовал в верхнекаменноугольное время. В сакмарском ярусе часто встречается род Prostacheoceras, который находится с первым в ближайшем родстве, являясь его прямым потомком. По форме раковины они мало отличаются друг от друга, хотя у Pro-



Фиг. 5. Prostacheoceras juresanense Max. Развитие лопастной линии: *a* — при Ш = 1.8 мм (× 9.5). Стадия личиночного Vidrioceras. *b* — при Ш = 3.7 мм; В = 2.2 мм (× 9.5). Стадия очень юного Vidrioceras. *c* — при Ш = 6.5 мм; В = 4.2 мм (× 6). *d* — при Ш = 14.0 мм; В = 9.0 мм (× 3.75). *e* — при В = 16.5 мм (× 2.25). Правый берег р. Жаксы-Каргалы, несколько восточнее горы Жиль-тау. Сакмарский ярус.

stacheoceras, повидимому, инволютные обороты появляются несколько раньше (фиг. 7c). В очертаниях и развитии лопастных линий двух родов замечаются большие отличия. Prostacheoceras проходит стадии развития Vidrioceras, но последние сменяются в онтогенезе по принципу тахигенеза, несколько ускоренно. Уже при Ш = 3.7 мм (фиг. 5b) мы наблюдаем у Prostacheoceras три наружные боковые лопасти, хотя и примитивные по очертанию, но вполне обособившиеся. У Vidrioceras аналогичная стадия наблюдается только при Ш = 5.3 мм (фиг. 4f). Очень рано в онтогенезе Prostacheoceras появляется новый признак, не свойственный предковому роду,— третья боковая лопасть делается широкой и резко двухраздельной (фиг. 5c). Этот признак затем энергично прогрессирует. Вместе с тем наблюдается дальнейшее усложнение умбонального отрезка лопастной линии; вторая умбональная лопасть делается двухраздельной, причем одна ее часть переходит на внутреннюю стенку и развивается в самостоятельную (четвертую) внутреннюю боковую лопасть (фиг. 5d).

Ближайшим потомком Prostacheoceras является род Waagenina, среди которого выделяется более примитивная мутация из слоев Somohole (W. dieneri Smith)[1] и более развитая мутация из артинских слоев (W. krasnopolskyi Karp.). Онтогенез тиморского вида изучался Д. П. Смитом, но зарисовки и описания его даны в таком схематичном виде, что пользоваться ими почти невозможно. Однако, можно все-таки видеть, что в непионической стадии раковина W. dieneri обладает инволютной формой, хотя может быть и менее инволютной, чем раковина W. krasnopolskyi. Последний вид по форме взрослой раковины мало отличается от своих предков, чего нельзя сказать про личиночную раковину, которая с первого оборота делается у W. krasnopolskyi инволютной (фиг. 7d). В данном случае мы встречаемся с ярким примером выпадения определенного признака в результате ускорения развития. На пути от Eoasianites к Waagenina стадия эволютного состояния раковины оказалась совершенно вытесненной из онтогенеза.

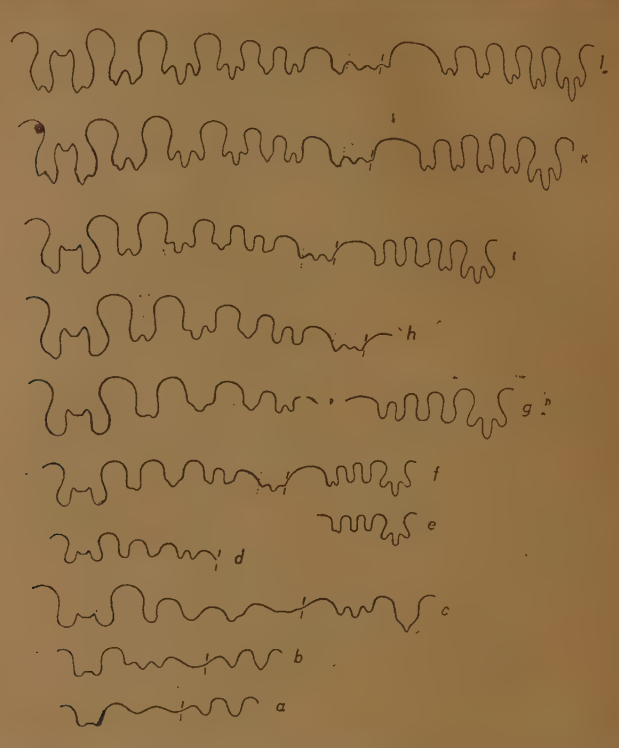
Развитие раковины W. krasnopolskyi, вследствие только что отмеченного нарушения палингенеза, не дает прямых указаний на взаимосвязь родов Prostacheoceras и Waagenin'a. Однако, на их родство указывает форма взрослых раковин и однотипность скульптуры, хотя все-таки нужно отметить, что форма устья у Waagenina была несколько иной, о чем свидетельствуют поперечные струйки у Prostacheoceras, изогнутые на сифонной стороне вперед, а у Waagenina проходящие почти прямолинейно и даже образующие незначительный синус. Родство двух указанных родов вполне подтверждается онтогенетическим исследованием лопастной линии.

Развитие лопастной линии W. krasnopolskyi (фиг. 6) происходило также в согласии с принципом тахигенеза. Признаки предков рекапитулируются на более ранних стадиях индивидуального роста, а некоторые и совершенно выпадают. Сифонная лопасть даже в непионической стадии широкая (фиг. 6a), так как в результате неравномерного ускорения узкая лопасть предков оказалась вытесненной из онтогенеза, а на ее место сдвинулась широкая лопасть более поздних стадий предков, получившая в процессе сдвигания примитивное очертание. При ширине оборота 1.1 мм (фиг. 6b) трехраздельная боковая лопасть имеет такое же очертание, какое у Prostacheoceras наблюдается при Ш = 1.8 мм (фиг. 5a). При ширине оборота 1.5 мм (фиг. 6c) можно

---

[1] В верхнепалеозойских отложениях Урала пока еще не найдена форма, которая по степени развития соответствовала бы тиморской Waagenina dieneri Smith. Однако, вряд ли можно сомневаться в том, что такая форма существовала на Урале, так как она фиксирована в онтогенезе более совершенной W. krasnopolskyi Karp., происхождение которой от местных (автохтонных) предков не вызывает никакого сомнения.

видеть три вполне обособившиеся боковые лопасти, т. е. такую стадию, которая у Prostacheoceras наблюдается только при Ш = 3.7 мм (фиг. 5b). При ширине оборота 2.8 мм лопастная линия достигает ста-



Фиг. 6. Waagenina krasnopolskyi Karp. Развитие лопастной линии. *a* — при Ш = 0.6 мм (× 36). *b* — при Ш = 1.1 мм (× 18), *c* — при Ш = 1.5 мм (× 18). *d* — при Ш = 2.4 мм (× 9.5). *e* — при Ш = 2.6 мм (× 9.5). *f* — при Ш = 2.8 мм (× 9.5). Стадия Prostacheoceras. *g* — при Ш = 4.0 мм (× 9.5). Начало стадии dieneri. *h* — при Ш = 5.2 мм (× 7.5). *i* — при Ш = 6.5 мм; В = 4.5 мм (× 6). Конец стадии dieneri. *k* — при Ш = 11.3 мм; В = 8.5 мм (× 3.75). *l* — при Ш = 16.0 мм; В = 12.3 мм (× 2.5). Гора Жиль-тау, правый берег р. Жаксы-Каргалы. Артинский ярус

дии Prostacheoceras, но одновременно появляется новый признак, не наблюдавшийся совершенно у предковых родов: третья внутренняя



Фиг. 7. Поперечные разрезы. *a* — Eoasianites sp. Правый берег р. Урала, в 2.3 км к западу от ст. Никольской. Верхний карбон. *b* — Vidrioceras borissiaki n. sp. Правый берег р. Урала, в 2.5 км к северо-западу от ст. Ильинской. Верхний карбон. *c* — Prostacheoceras juresanense Max. Правый берег р. Жаксы-Каргалы, несколько восточнее горы Жиль-тау. Сакмарский ярус. *d* — Waagenina krasnopolskyi Karp. Там же, гора Жиль-тау. Артинский ярус. Все зарисовки сделаны с увеличением в 3 раза

боковая лопасть делается широкой и двухраздельной (фиг. 6f). Несколько позднее она превращается в две самостоятельные лопасти. За счет этого признака, а также за счет дальнейшего подразделения наружной третьей боковой лопасти и возникает новый род Waagenina. Стадия W. dieneri наблюдалась впервые при Ш = 4.0 мм (фиг. 6g) и прослежена до Ш = 6.5 мм (фиг. 6i). Однако, полного развития стадии dieneri мы все-таки не наблюдаем в онтогенезе W. krasnopolskyi, так как расчленение второй умбональной лопасти и образование пятой внутренней боковой лопасти сильно запаздывает. Вообще говоря, этот признак развивается у Waagenina регрессивно по сравнению с Prostacheoceras, вследствие чего пятая внутренняя боковая лопасть возникает поздно и никогда не достигает тех размеров, которыми обладает соответствующая ей четвертая внутренняя боковая лопасть у Prostacheoceras.

Род Waagenina является наиболее высоко организованным представителем семейства Vidrioceratidae в верхнепалеозойских отложениях Урала. Вряд ли можно сомневаться в том, что еще более сложные роды Stacheoceras и Neostacheoceras произошли от Waagenina, однако, для детального изучения способов их происхождения нехватает онтогенетических исследований. Развитие рода Waagenina произошло за счет усложнения внутренней и наружной боковых лопастей, примыкающих непосредственно к так называемому приумбональному отрезку лопастной линии, т. е. к тому отрезку, который развился из единой умбональной лопасти предков. Скорее всего дальнейшая эволюция семейства происходила именно по этому приобретенному в процессе филогенеза способу. Целый ряд пермских форм, описанных Ганиэлем под общим названием Popanoceras timorense Han., может служить некоторым доказательством в пользу сказанного. Мы можем построить из них непрерывную серию видов, из которых каждый последующий имеет на одну боковую лопасть больше предыдущего. И во всех случаях сложная, двухраздельная лопасть примыкает непосредственно к приумбональному отрезку лопастной линии. Это не значит, конечно, что установленный нами способ усложнения перегородки охватывает филогенез всего семейства, потому что в пределах Vidrioceratidae могли быть и другие ветви, развивавшиеся как-то иначе.

Заканчивая общую характеристику семейства Vidrioceratidae, следует указать, что Пламмер и Скотт относят к нему также род Marathonites, который внешне в самом деле кажется весьма близким к Vidrioceras. Морфологическое сходство взрослых экземпляров настолько велико, что Бёзе в свое время рассматривал их как подроды одного рода Stacheoceras. Позднейшие исследователи, особенно Шиндевольф, неоднократно принимали представителей Marathonites за Vidrioceras. Поэтому естественно, что Пламмер и Скотт поместили Marathonites в один генетический ряд с Vidrioceras. Однако, ближайшее изучение вопроса на основе онтогенетических наблюдений показывает ошибочность указанных выше взглядов. Род Marathonites имел своего особого предка и в дальнейшем развитии шел своим особым путем.

Проведенное онтогенетическое исследование семейства Vidrioceratidae дает возможность, во-первых, построить естественный филогенетический ряд, отображающий действительную смену во времени эволюировавших форм, и, во-вторых, удалить из этого ряда чуждые формы, внесенные сюда на основании внешнего сходства взрослых раковин. Детальное изучение онтогенеза представителей других групп верхнепалеозойских аммонитов приводит к таким же положительным результатам. На основе онтогенетического метода работы мы подходим к естественной систематике окаменелых организмов, так как изучаем их генеалогию. А это в свою очередь имеет большое практическое значе-

ние. Конкретизируя таксономическое значение тех или иных ископаемых групп, точнее устанавливая пределы их существования во времени, мы лучше обеспечиваем запросы биостратиграфии.

IV

Значение онтогенетических исследований не ограничивается сказанным. Эти исследования дают возможность высказать некоторые соображения в отношении общих закономерностей эволюции аммонитов.

Всякое животное в своем онтогенезе повторяет признаки предков. Этот хорошо известный закон вряд ли нуждается в дальнейшей проверке и подтверждении. Во всяком случае изученные группы верхнепалеозойских аммонитов дают еще одно прекрасное свидетельство в пользу этого закона. Нам хочется отметить только, что он нередко понимается, особенно среди палеонтологов, в том смысле, что рекапитулируются признаки взрослых предков. Проведенные исследования показали, что это не так, что в онтогенезе повторяются признаки юных стадий предка, т. е. такие признаки, которые либо всегда были эмбриональными, личиночными или юношескими, либо перешли в это состояние уже у предков данного индивидуума. Порядок смены предковых форм отображается в прямой последовательности в смене стадий развития данного организма, т. е. в онтогенезе. Это было подтверждено конкретным исследованием. Однако, указанное общее правило усложняется рядом обстоятельств.

Во-первых. В процессе развития животного накапливаются новые стадии, которые могут удлинить его онтогенез в период, предшествующий половозрелому состоянию. Это компенсируется выгодным для организма ускорением развития (тахигенезом), т. е. ускоренной сменой стадий в эмбриональном или личиночном состоянии, что может закончиться в некоторых случаях полным выпадением некоторых стадий. Естественно, что в последующем филогенезе рекапитуляция будет неполной. Можно указать, например, что у представителей семейства Vidrioceratidae признаки предков рекапитулируются с течением времени на все более ранних стадиях индивидуального развития. Своеобразная сифонная лопасть древнейших представителей этого семейства меняет свою форму у рода Waagenina в результате полного вытеснения из онтогенеза некоторого этапа развития, типичного для анцестральных родов. Это вытеснение заметно не только на лопастной линии, но также на первых оборотах самой раковины.

У представителей семейства Marathonitidae, которое развивалось в некотором отношении в регрессивном направлении, явление тахигенеза также хорошо заметно. Можно указать, например, что у верхнекаменноугольного Marathonites при ширине оборота 1.4 мм боковая лопасть находится в самой начальной стадии трехчленного деления. У артинских Kargalites invariabilis Ruzh. и K. tridentatus Ruzh. при ширине оборота 1.2—1.3 мм вместо одной наружной боковой лопасти наблюдаются уже три вполне обособившихся лопасти. Следовательно, стадия трехчленного деления боковой лопасти проходит в онтогенезе Kargalites значительно раньше, чем у Marathonites.

Во-вторых. Ускоренное развитие не является процессом вполне равномерным, так как не все признаки в течение филогенетического развития сдвигались в равной мере в один и тот же промежуток времени. Можно указать, например, что у некоторых аммонитов развитие раковины, как таковой, и развитие лопастной линии или формирование разных частей лопастной линии может происходить по принципу неравномерного ускорения, что опять-таки усложняет рекапитуляцию.

Таковы важнейшие моменты, затемняющие прямую последователь-

ность онтогенетических стадий, возникших за время предшествовавшего филогенеза.

Процесс развития данного филогенетического ряда может итти в направлении прогрессивном или регрессивном. У живущих форм каждое из этих направлений определяется по функциям того или иного органа, в зависимости от того, повышается или понижается способность органа к выполнению предназначенной ему работы. Очевидно, этот метод мало применим в палеонтологии. В последнем случае понятия прогрессивного и регрессивного мы воспринимаем в смысле более сложного и менее сложного в аспекте развития. Так, например, мы знаем, что на протяжении длительного геологического времени аммониты в общем усложняли свою перегородку. Поэтому развитие по пути усложнения лопастной линии мы должны считать прогрессивным развитием, в отличие от регрессивного, которое имело место в том случае, когда наблюдается тенденция к упрощению лопастной линии. Процесс регрессивной эволюции также может протекать неравномерно в разных частях организма.

Развитие семейства Marathonitidae может служить интересной иллюстрацией к сказанному. Момент его возникновения совпадает с резким скачком в прогрессивном направлении. Однако, дальнейший ход развития шел чрезвычайно медленно, причем одни признаки почти не испытывали изменений, в то время как другие эволюировали в сторону упрощения, т. е. в регрессивном направлении. Общее количество лопастей (двадцать) не изменилось на протяжении трех геологических веков: верхнекаменноугольного, сакмарского и артинского. Для контраста можно указать, что за этот промежуток времени представители семейства Vidrioceratidae превратились из 20-лопастных форм в 28-лопастные.

Весьма важное значение для выяснения систематики имеет давно замеченный факт раннего появления в онтогенезе древних филогенетических признаков. Совершенно очевидно, что крупные изменения в организации могут происходить только в эмбриональной или личиночной стадии, когда основные признаки взрослого животного еще не сформировались. Всякому должно быть ясно, конечно, что, изучая палеонтологический материал, мы не встречаемся с архаллаксисами в их чистом виде, так как эмбрионы в ископаемом виде не сохраняются. Однако, изучение так называемых личиночных стадий (nepionic) нередко входит в задачу палеонтолога. Вообще говоря, эволюция признаков взрослого животного может происходить на всех стадиях развития данного организма, причем палеонтологу в его практической работе нередко приходится иметь дело как раз с промежуточными стадиями. Руководящим принципом при этом является уже неоднократно высказанное положение, согласно которому, чем древнее филогенетически данный признак, тем на более ранней стадии индивидуального развития потомков он должен возникать. Изучение некоторых групп аммонитов показывает, что признаки семейства возникают в онтогенезе очень рано. В разрезе разработанной Хайаттом схемы онтогенетических стадий, возникновение каждого нового семейства относится к переходу от nepionic к neanic, т. е. к переходу от личиночной стадии к юношеской.

В результате проведенных исследований общий ход развития различных систематических групп намечается в следующем виде. Признаки анцестрального (для данного семейства) рода исчезают в онтогенезе очень рано, благодаря появлению целого ряда новых стадий, совершенно нехарактерных для анцестрального семейства, но, конечно, никакого нарушения в постепенности развития индивидуума не наблюдается. Однако, конечные стадии развития, т. е. взрослые формы анцестрального и вновь возникшего родов, оказываются настолько раз-

личными, что вновь возникший род мы должны рассматривать, как корень нового семейства. Таким образом, переход от одного семейства к другому происходит с резким нарушением непрерывности, скачкообразно. В онтогенезе, между последней стадией анцестрального рода и эфебической стадией нового рода, наблюдается ряд возрастных переходов, которые не имеют аналогов в предшествовавшем филогенезе. Они, как результат раннего заложения признаков нового рода и семейства, являются только онтогенетическими, нерекапитулированными, но становятся рекапитулируемыми при дальнейшем филогенезе. Сослаться в опровержение этого вывода на неполноту палеонтологического материала мы не можем, потому что, во-первых, такой скачок в филогенезе наблюдается на примере нескольких семейств, а, во-вторых, все последующие родовые стадии нам хорошо известны. Это еще раз подчеркивает факт скачкообразного развития.

В качестве иллюстрации к сказанному можно было бы указать на ряд семейств (Shumarditidae, Vidrioceratidae, Popanoceratidae, Marathonitidae), однотипно развившихся от простых 8-лопастных предков. В каждом случае на границе непионической и неанической стадии происходило усложнение лопастной линии: все лопасти, за исключением сифонной, приобретали способность к трехчленному или реже двухчленному делению. Этот совершенно новый количественный признак — увеличение числа лопастей — приводил к огромным качественным преобразованиям, которые выражались не только в появлении нового и резко отличного рода, но и в том, что этот род становился исходным для возникновения новой плодовитой и резко видоизменяющейся в процессе дальнейшего развития группы. В момент нарушения непрерывности эволюирующие ряды приобретали стимул для дальнейшего расцвета и совершенствования; развитие шло по типу ароморфоза, по терминологии Северцова. Однако, наряду с ярко выраженным прогрессивным развитием, как и везде в природе, мы и здесь наблюдаем филогенетические ряды, которые после скачкообразного отделения от предкового семейства эволюировали чрезвычайно вяло в направлении идиоадаптации или даже в регрессивном направлении.

После того как новое семейство возникло, дальнейшее его развитие происходит за счет появления новых признаков в стадиях юношеского или взрослого состояния, причем изменения захватывают не всю структуру, а только некоторые ее части. Характерные особенности каждого нового рода формируются на базе предыдущего состояния, но не в абсолютном смысле слова, так как это предыдущее состояние при образовании признаков нового рода бывает сдвинуто назад и в известной степени упрощено, причем обычно неравномерно в развитых частях. Примеры этому можно найти в онтогенезе представителей семейства Vidrioceratidae.

Мейнерт указывал, что закладка прогрессивных органов происходит в онтогенезе раньше, а развитие их протекает ускоренно. Нами замечено, что признаки, характеризующие возникающий род, развиваются особенно энергично. Это можно показать на примере эволюции опять-таки семейства Vidrioceratidae. Для рода Prostacheoceras характерна весьма широкая и резко двухраздельная третья боковая лопасть. Этот признак можно заметить уже при ширине оборота 3.7 мм, когда очертание всей лопастной линии еще совершенно примитивно и нетипично для данного рода. При возникновении рода Waagenina наблюдается появление признака, который совершенно отсутствовал у анцестральных форм,— третья внутренняя боковая лопасть превращается за счет двухчленного деления в две самостоятельные лопасти. Этот признак ясно выражен у W. krasnopolskyi Karp. при ширине оборота 2.6 мм, когда все другие сутурные элементы еще не имеют никаких особенностей данного рода.

Переход между последовательно сменяющимися во времени родами происходит хотя и скачкообразно, но с менее выраженными нарушениями непрерывности. В онтогенезе признаки самых древних родов появляются раньше признаков филогенетически более новых. Последними закладываются особенности в организации, характеризующие виды. Именно такой ход генетически единого процесса онтогенеза и филогенеза вытекает из наблюдений над многими группами верхнепалеозойских аммонитов.

V

Эволюирующие филогенетические ряды очень часто развиваются в известном направлении. Было замечено, например, что последовательно сменяющиеся во времени роды семейств Shumarditidae, Popanoceratidae, отчасти и других приобретают все более плоскую и все более инволютную раковину. В одних случаях, особенно при зарождении нового семейства, это явление заметно более резко, в других менее резко, но во всяком случае оно обращает на себя внимание.

Направленная эволюция еще более видна на примере развития лопастных линий. Однажды приобретенный способ или характер усложнения перегородки сохраняется затем на протяжении длительного срока. Для подтверждения можно привести несколько примеров. У рода Vidrioceras третья боковая лопасть, примыкающая непосредственно к приумбональному отрезку лопастной линии, отличается от других лопастей большей шириной и резким расчленением на две части. На вышестоящих ступенях развития эта лопасть превращается в две самостоятельные, из которых одна, обращенная к умбо, в свою очередь, становится широкой и двухраздельной, и т. д. По мере перехода от более древних форм к молодым количество боковых лопастей возрастает, причем новые лопасти прибавляются около умбо, и всегда одна из них, примыкающая к приумбальному отрезку, оказывается сложной. Аналогичное явление наблюдается также в развитии семейства Popanoceratidae. Одним словом, эволюция перегородки, этого важнейшего систематического признака, проходит таким образом, что мы в состоянии заметить отсутствие какой-нибудь стадии в фактическом материале. Очевидно, в таких случаях мы не можем пройти мимо факта направленности развития.

Между тем часто приходится слышать огульное отрицание направленной эволюции. Смешивают ортогенез, привлекающий к участию в эволюционном процессе какую-то мифическую, внутреннюю целеустремленность, и о р т о с е л е к ц и ю, как развитие на основе естественного отбора однажды приобретенных полезных признаков. Ч. Дарвин писал: «Всякое существо вовсе не имеет врожденной или непременной склонности совершенствоваться или подниматься вверх по лестнице организации». Какой-то признак, случайно приобретенный на одной из стадий онтогенеза, становится необходимостью и участвует в определении дальнейшего филогенеза. Если этот признак полезен для организма, он будет сохранен, и, более того, естественный отбор будет увлекать развитие именно в этом определенном направлении.

Возвращаясь к нашему материалу, мы можем сказать, что для аммонита было полезно иметь более плоскую раковину, так как это облегчало перемещение в воде. Более инволютная раковина, очевидно, была лучше защищена против внешнего воздействия. Эволюция именно в этих направлениях является, таким образом, вполне естественной, тем более, что «стремление к изменчивости само по себе наследственно» (Дарвин).

Род Vidrioceras в момент своего возникновения случайно приобрел резко расчлененную третью боковую лопасть; наметился способ диффе-

ренциации перегородки. Для животного было полезно иметь более сложную перегородку, так как это увеличивало прочность раковины. Вполне естественно, что развитие пошло способом, случайно приобретенным наиболее древним членом филогенетического ряда. Еще Дарвин указывал, что изменение организации у потомков идет обычно в том же направлении, как и у их родителей. Если мы обратимся к роду Marathonites, который зародился одновременно с Vidrioceras, то заметим, что у него перегородка возникла точно по тому же способу, как и у Vidrioceras, но третья боковая лопасть осталась простой, хотя и трехзубчатой. Может быть отчасти поэтому семейство Marathonitidae на протяжении трех геологических веков не изменило количества лопастей, тогда как за тот же срок у Vidrioceratidae это количество возросло с 20 до 28.

Биолог-дарвинист должен вести борьбу не против направленного развития вообще, а против тех ложных теорий, которые возникают вокруг этого вопроса. Сторонники ортогенеза привлекали для объяснения эволюции либо внутренние силы, двигающие организм в определенном направлении, либо определенно направляющее влияние внешних условий, что в конечном счете равносильно первому. В обоих случаях филогенез сводился к воспроизведению заранее намеченного, идеального плана, который осуществляется вне зависимости от естественного отбора. Немецкий палеонтолог Шиндевольф идет в этом отношении еще дальше. Он выделяет два типа эволюционных изменений: палингенез и протерогенез. В первом случае новые признаки появляются в конце морфогенеза, сдвигаясь при дальнейшем филогенезе на более ранние стадии. Во втором и, по мнению автора, более важном для эволюции случае новые признаки возникают на ранних стадиях, ни в какой степени не затрагивая в это время организацию взрослого животного, а затем, в филогенезе, распространяются на более поздние стадии вплоть до взрослого состояния. Таким образом, из «теории» Шиндевольфа вытекает, что развитие не только предопределено, но что эта предопределенность на некоторых этапах осуществления даже фиксируется специальным репером, как бы во избежание возможных отклонений от истинного пути.

Примеры, которые Шиндевольф приводит в подтверждение своей точки зрения, совершенно не убедительны. Эти примеры могут быть объяснены в одних случаях приспособительными изменениями ранних стадий, в других — регрессивным направлением развития и т. д. Именно такое естественное объяснение напрашивается при рассмотрении рядов климений, которые автор также приводит в доказательство протерогенеза. В самом деле, трехугольное очертание раковины нетипично для цефалопод; оно встречается чрезвычайно редко. Подавляющее большинство цефалопод имело правильно завитую спираль. Под влиянием внешних условий Kamptoclymenia endogona приобрела в личиночной стадии трехугольное очертание, однако, более взрослое животное сумело, так сказать, выправить свою спираль. У K. trigona более поздние стадии не в состоянии были противостоять влиянию аналогичных внешних факторов, вследствие чего также приобрели трехугольное очертание. Наметившийся, таким образом, процесс деградации нормальной спирали достигает своего максимума у Parawocklumeria paradoxa, у которой раковина имеет настолько искаженную и в самом деле парадоксальную форму, что не обнаруживает никакого сходства с изящной спиралью предков. Такое объяснение данного случая эволюции кажется нам более естественным и вероятным по сравнению с «протерогенезом» Шиндевольфа.

Самое слабое место «теории протерогенеза» заключается в том значении, какое приписывает этой «теории» ее автор. Шиндевольф считает, что признаки крупных систематических групп возникают не

способу протерогенеза, а, следовательно, именно этот способ он и считает важнейшим в эволюции. Одновременно он думает, что тип эволюционных изменений, названный Северцовым архаллаксисом, приближается к протерогенезу, что между ними существуют переходы.

Если бы «протерогенез» имел для эволюции то значение, какое ему приписывает автор, то, очевидно, мы должны были бы констатировать этот тип эволюционных изменений и при наших исследованиях. Однако, проведенное онтогенетическое и филогенетическое изучение нескольких семейств верхнепалеозойских аммонитов опровергает выводы Шиндевольфа. Никакого продвижения признаков на все более поздние онтогенетические стадии, при изучении развивающихся во времени филогенетических рядов, мы не замечаем. Ни о каком преодолении «антагонистических задерживающих факторов» мы говорить не можем. Никаких следов «предварения признаков» мы, конечно, не наблюдаем. Наоборот, мы постоянно замечаем как раз обратный процесс — ускорение развития, смещение признаков в процессе филогенеза на все более ранние онтогенетические стадии. Эволюционные изменения идут не по способу «протерогенеза», а в полном согласии с теорией филэмбриогенеза.

Из приведенных кратких замечаний нетрудно видеть, что явление «протерогенеза» может найти совершенно иное объяснение по сравнению с тем, какое дает ему Шиндевольф. То значение, которое приписывает этому явлению автор, совершенно не оправдывается в результате конкретного изучения многих групп верхнепалеозойских аммонитов. Смешение понятий «протерогенеза» и архаллаксиса недопустимо, так как с первым понятием связаны ложные, надуманные представления о ходе эволюционного процесса, второе же охватывает такие изменения, которые в самом деле производят огромные преобразования в организации животного и приводят к возникновению новых систематических групп.

VI

В заключение мне хочется вспомнить слова Д. П. Смита, которыми он начинает одну из своих статей: «Всякая современная классификация претендует быть генетической, но в действительности обычно не является таковой, будучи основана не на онтогенетическом изучении, а скорее на сравнении предполагаемых генетических серий взрослых форм». Смит писал это в 1897 г., но замечание его в значительной степени справедливо и для наших дней.

Закономерности эволюции, сформулированные в теории филэмбриогенезов, к сожалению, еще мало используются для целей дальнейшего прогресса палеонтологии. На помощь морфологическому методу, который сводился к описанию признаков взрослого животного и к систематике форм на основании внешнего сходства, должен притти новый могучий метод, позволяющий классифицировать палеонтологический материал и устанавливать пути филогенеза различных групп на основании изучения их развития во времени, в процессе постоянного видоизменения. Палеонтолог должен применять этот метод для более углубленной разработки стоящих перед ним проблем. Однако, вопрос не ограничивается этим. Закономерности филогенеза установлены, главным образом, на основании изучения современных позвоночных животных, а при этом особенно чувствуется недостаток прямых данных, которые подтверждали бы сделанные выводы. Палеонтологический материал, преимущество которого в том, что он располагается во времени, приобретает исключительную важность для решения таких вопросов, как, например, порядок возникновения систематических признаков. Возможности палеонтологического метода при решении общих

проблем филогенеза велики. Отметая ложные, антидарвиновские «теории», фальсифицирующие или просто отрицающие эволюционное учение, палеонтолог должен овладеть дарвинизмом, чтобы уверенно пойти к разрешению стоящих перед ним больших задач.

Палеонтологический институт Академия Наук СССР

Поступило 8. II. 1939

V. E. RUZHENCEV. THE SIGNIFICANCE OF THE ONTOGENESIS FOR THE NATURAL CLASSIFICATION OF AMMONITES

SUMMARY

Despite the fact that the old schemes have proved to be somewhat defective we can, nevertheless, maintain that the ontogenetic method of study is the only reliable one for an accurate, genetically well founded classification of ammonites. Many students not infrequently attempted to approach the phylogenetic problems from a point of view which might be regarded as too orthodox. They have seen in the ontogenesis not only a more or less distinct reflection of the trend of development but a true indication to the concrete ancient genera. J. P. Smith wrote in 1897 that each stage of the growth represents a certain extinct genus. Such approach which not seldom was in some measure deductive could not insure an origination of stable phylogenetic schemes. Not all ontogenetic stages are of equal importance for ascertaining the phylogenesis. The characters which are just slightly crowded back, i. e. the latest in the ontogenesis, should be closely similar to those in the corresponding stages of the phylogenesis. To obtain the dependable data on the phylogenesis of a group of fossils of interest to us we should, therefore, concentrate our attention on the later stages of the ontogenesis with a view to determine the nearest ancestors, then pass over to the ontogenesis of the latter, and so on.

Some palaeontologists may advance an argument that in the presence of a large number of transitional forms the phylogenetic relations can be established without resorting to the ontogenetic study. This inference would, however, be entirely wrong. Various as the life processes are, the phenomena of the convergence and parallel development are very frequently to be met with. Moreover, we should take into consideration that due to the subjectivity in concepts of individual authors the similarity between adult shells may be differently understood and estimated. And indeed, whether we proceed finding out an interrelation between various genera of the same family, or take notice of phylogenetic series, artificially made up on the basis of a superficial resemblance between different forms, we can always, in consequence of the ontogenetic study, become convinced that mistakes and contradictions are on hand. To substantiate this statement a large number of examples might be quoted. We can, for instance, recall the discussion between some prominent authorities on the division of the genera Adrianites and Agathiceras on one hand, and Popanoceras and Stacheoceras on the other. The ontogenetic study of sutures (see figs. 1, 2, 3, 6) reveals that they are not only four different genera, but that they even belong in four distinctly different families. It follows hence that if the ontogenetic observations were timely made the systematic position of the above genera would be clear from the very beginning.

To convincingly show the significance of the ontogenesis for ascertaining a continuous evolution of representatives of genetic series we can make reference to the development of the family Vidrioceratidae in the Upper Paleosoic sea of the Urals (see figs. 3—7). The nearest ancestor of Vidrioceras is not Nuculoceras, as Plummer and Scott presumed, but the genus Eoasianites. The generation of characters of the Upper Carboniferous genus Vidrioceras is associated with all lateral and umbilical lobes becoming trifid. As a result the final stage of Vidrioceras shows no similarity whatever to the ancestral genus. The intermediate stages of the ontogenesis of the suture line of Vidrioceras do not correspond to any older genera. Not being inherited features at this stage of development of the family they evidence of a spring from Eoasianites to Vidrioceras. Yet in the following genera the same stages are already observed as the palingenetic ones.

The nearest descendant of Vidrioceras is a Sakmarian genus Prostacheoceras. The characters of this genus are formed in the result of a further differentiation of the third lateral lobe, and at the expense of the umbilical portion of the suture line becoming complicated. The second umbilical lobe firstly becomes bifid. Further on a portion of it passes to the inner wall of the conch, developing into an independent (fourth) internal lateral lobe.

In the Artinskian stage Prostacheoceras is replaced by the genus Waagenina. In the latter new external lateral lobes are formed. Concommitantly a new character makes its appearance which is entirely lacking in the ancestral genera,— the third lateral lobe is transformed into two separate ones.

The ontogenetic study of the family Vidrioceratidae enables us, firstly, to build up a natural phylogenetic series indicating the actual replacement in time of developing forms, and, secondly, to exclude from this series alien forms included into this family on the basis of a superficial resemblance between adult shells. The genus Marathonites does not belong in the family Vidrioceratidae. It had an ancestor of its own, and its further trend of evolution was specifically peculiar. It became, therefore, necessary to separate a new family Marathonidae which developed slowly and in some respect regressively. It is noteworthy that throughout the three ages, the Upper Carboniferous, Sakmarian and Artinskian, the total number of lobes (twenty) in representatives of the family Marathonitidae was not changed, while in representatives of the family Vidrioceratidae it increased from twenty to twenty-eight.

The ontogenetic and phylogenetic study of a number of families of the Upper Paleozoic ammonites makes it possible to give some considerations with regard to the general regularity in the evolution of ammonites. The concept of recapitulation is brightly exemplified here. The development progresses in full conformity with Hyatt's principle of acceleration. Not all the features, however, crow back equally in the same space of time. The principle of the unequal acceleration is, therefore, in turn corroborated in this case.

The origin of characters of a new family takes place in the period transitional from the nepionic to neanic stages. The gradation from the ancestral family to the new one takes place abruptly, with interruption of continuity. In the ontogenesis, between the last stage of the ancestral family and the ephebic stage of the first representative of the new family, a series of age gradations is observed which have no equivalents in the preceding phylogenesis. The transition from one genus to another is also not continuous. The characteristic features of each new genus are formed on the basis of the preceding state,

but not in the literal sense of the word. The preceding state when characters of the new genus are formed may be crowded back, sometimes unequally, and may be partly simplified. The features characterizing the originating genus develop in the ontogenesis especially intensively.

The evolutional changes take place not according to the proterogenesis, but in full conformity with Sewertzoff's theory of phylembryogenesis. The meaning attached by Schindewolf to the phenomenon of proterogenesis has not been justified in the result of the concrete study of a number of groups of the Upper Paleozoic ammonites.

Institute of Palaeontology
Academy of Sciences of USSR

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Série biologique Серия биологическая

Н. М. СИСАКЯН

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ФЕРМЕНТОВ

(Представлено академиком **А. Н. Бахом***)*

Прошло более ста лет с тех пор, как французские химики Payen и Persoz ([43]) впервые получили из ячменного солода препарат фермента, осахаривающий крахмал, названный ими диастазой. Это открытие имело фундаментальное значение в развитии современной энзимологии; хотя первые наблюдения ферментативного характера относятся к более ранней эпохе, все же только после опытов французских химиков исследовательская мысль начала стремительно развиваться в указанном направлении. Вторая половина XIX столетия была периодом упорных исканий, страстных споров и смелых экспериментов. Как в пору зарождения современной энзимологии, так и на последующих этапах ее развития главное внимание экспериментаторов было направлено на изучение условий, определяющих скорость ферментных реакций, специфичность последних, а также и на выяснение их химической природы. Длительные, упорные, до поры безуспешные попытки химиков в направлении познания химической природы ферментов дали реальные результаты только в последнее время, когда впервые была кристаллически выделена уреаза. Число ферментов, химическая природа которых теперь уже изучена, достигает 10 ([39]).

Однако при большом внимании, которое уделялось исследованию физико-химического порядка, изучение физиологической роли ферментов долгое время не получало должного развития. Низкий уровень наших знаний в области выявления физиологической роли ферментов в первую очередь был обусловлен обычными до сих пор методами энзиматических исследований. В основе этих методов лежит разрушение различными способами структуры живой клетки, т. е. того, что во многом определяет характер энзимологических процессов, обусловливающих жизненность данной ткани. Естественны при этом те несоответствия, которые получались между результатами с автолитическими смесями и действительным поведением ферментов в живой клетке.

Чтобы показать, как существенно отличается химическая природа живой плазмы от мертвой, мы приводим рисунок, заимствованный из работ Vles и Gex ([45]). Авторы изучали спектрограмму яиц морского ежа в ультрафиолетовых лучах.

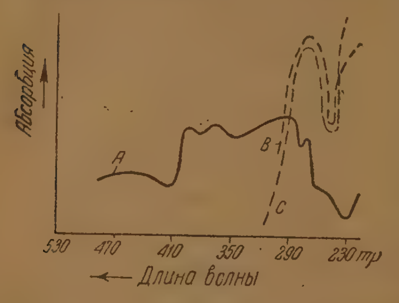
На фиг. 1 спектр поглощения живой протоплазмы у яйца морского ежа показан кривой *A*, спектр же поглощения яичного альбумина — кривой *C*. Сравнение этих двух кривых показывает, как существенно отличается протоплазма яйца морского ежа от яичного альбумина, несмотря на то, что яйцо морского ежа состоит почти целиком из белков. Однако, достаточно разрушить структуру яйца морского ежа, чтобы она совпала с кривой яичного альбумина (кривые *C* и *B*).

Данные Vles'a и Gex'a говорят о том, что в живой клетке действительно имеется совершенно иное состояние и иная структура, которые

после разрушения клетки также нарушаются. Эта структура, как показали исследования Мейера и Лепешкина, поддерживается притоком энергии. Лепешкин ([12], [13]) наблюдал, что при отравлении дрожжи на 1 кг сухого веса выделяют 0.64 большой калории тепла.

Естественно, что специфическое состояние вещества в живой клетке, которое, повидимому, поддерживается постоянным притоком энергии, должно создавать весьма отличные условия для действия ферментов. Отсюда становятся понятными причины неудач и ошибочность механического перенесения данных, полученных при исследовании ферментов в опытах с автолитическими смесями, на действие ферментов в живой клетке.

Современное состояние вопроса о действии гидролитических ферментов в живой клетке нашло свое наиболее полное отражение в представлениях, развиваемых Опариным ([18, 19, 20, 21]). По его мнению, в живых клетках находятся не два различных фермента (синтезирующий и гидролизующий), а один и тот же фермент присутствует здесь в двух различных состояниях: свободном (растворенном) и связанном (адсорбированном на клеточных структурах). Фермент, находящийся в растворе, проявляет гидролизующее действие, а связанный фермент осуществляет синтез.



Фиг. 1. Спектрограмма яиц морского ежа и яичного альбумина в ультрафиолетовых лучах (по Vles и Gex)

Взгляды Опарина легли в основу нового направления в изучении ферментативных процессов в живой клетке. Помимо выяснения общих вопросов действия ферментов в живой клетке [Курсанов ([6])], за последнее пятилетие проделан серьезный шаг в сторону сближения энзимологии с физиологией. Необходимость такого сближения диктовалась не только теоретическими интересами развития энзимологической науки, но также и практическими нуждами для разрешения целого ряда актуальных вопросов социалистического строительства.

В настоящей статье автор предполагает отметить некоторые исследования, проведенные в этом направлении. Но прежде чем перейти к изложению экспериментальных результатов, необходимо вкратце остановиться на основных принципах тех методов, при помощи которых осуществляется изучение действия ферментов в живой клетке.

I. Методы изучения ферментов в живой клетке

Они основаны на принципе эвакуации воздуха из межклеточных пространств растения при помощи вакуума и введения туда определенных субстратов для раздельного учета как синтезирующего, так и гидролизующего действия ферментов. Принцип вакуум-инфильтрации, до приложения его для целей количественного учета действия ферментов в живой клетке, был применен Björksten'ом ([40]), а затем и Mothes'ом ([42]) при изучении метаболизма белковых соединений в растениях. Однако, отсутствие выработанных количественных приемов не дало возможности широко внедрить метод вакуум-инфильтрации в физиологические исследования.

Инвертаза. Применение метода вакуум-инфильтрации для создания количественного учета, синтезирующего и гидролизующего дей-

ствия инвертазы, принадлежит Курсанову. Этот метод был использован автором еще в 1934 г. в опытах с чайным листом [4], но как метод был предложен только в 1936 г. [5]. Для того чтобы судить о гидролизующем действии инвертазы, в межклетники растения при помощи вакуума вводится раствор сахарозы определенной концентрации (обычно 0.1—0.2 моля). Затем по истечении известного времени в опытном образце определяется количество редуцирующих сахаров. Увеличение восстанавливающих сахаров по сравнению с количеством последнего в контрольном образце инфильтрированной водой является показателем гидролитической способности фермента. Аналогичными приемами вводится инвертный сахар в другой образец, где учитывается количество сахарозы. Рост сахарозы в опытном образце по сравнению с контрольным служит показателем синтезирующего действия инвертазы.

Несколько позже Курсанову и его сотрудникам [7, 8] удалось в лаборатории энзимологии Института биохимии Академии Наук СССР разработать методы определения синтезирующего и гидролизующего действия фосфатаз и синтезирующего действия протеаз.

До сих пор методы энзимологических исследований не позволяли подойти к учету динамического состояния многообразных превращений органических веществ. Метод автолитических смесей помимо того, что отражает лишь односторонне направленное гидролизующее действие ферментов, дает возможность наблюдать действие ферментов в разрушенных тканях, во многом отличающихся от живого организма. Разумеется, что, определяя действие биологических катализаторов в убитых клетках, мы улавливаем только односторонне идущие процессы, направленные в сторону распада. Отсюда ясны опасность и ошибочность всех попыток такого перенесения закономерностей ферментативных исследований убитой клетки на живую.

Фосфатазы. Определение синтетической и гидролитической способности фосфатаз осуществляется также при помощи вакуум-инфильтрации. В качестве субстрата для изучения синтетической деятельности ферментов вводится в клетку, в случае достаточного содержания собственных сахаров, раствор NaH_2PO_4, а в клетки с малым содержанием моносахаридов инфильтрируется смесь растворов инвертного сахара и однозамещенного фосфорнокислого натрия. При помощи учета количества неорганических и органических соединений фосфора в опытных образцах и в пробах, инфильтрированных водой, удается по нарастанию количества органических соединений фосфора (в опытных образцах по сравнению с контрольными) судить о синтетической способности фосфатаз. Что касается определения гидролизующей активности фосфатаз, то здесь в качестве субстрата могут быть использованы глицеринофосфорная кислота или различные эфиры фосфорной кислоты с сахарами. Увеличение количества неорганических соединений фосфора в опытных образцах является показателем гидролитической силы фосфатаз.

Протеазы. Значение протеаз в изучении метаболизма растения очень важно. Однако, только теперь, благодаря усилиям Курсанова, мы располагаем методом, позволяющим количественно изучить синтезирующую способность протеаз. Здесь субстратом служат гидролизаты белков различного происхождения, которые после очищения и установления оптимальной реакции среды (pH) вводятся методом вакуум-инфильтрации в живые ткани растения. Показателем синтетической активности протеаз (точнее, протеиназ) является прирост осаждаемых CCl_3COOH азотистых соединений. Что же касается гидролизующей активности протеаз, то для определения их в живой клетке в настоящее время мы еще не имеем желательного метода.

С известными условностями мы в своих исследованиях биохимической природы засухоустойчивости ([33], [34]) пользовались тем, что, не разрушая живых клеток, выдерживали их в завяленном состоянии 3 часа, а затем по увеличению растворимых форм азотистых соединений судили о силе протеолиза.

II. Роль ферментов в процессе сахаронакопления

Уже не вызывает сомнения, что процесс сахаронакопления неразрывно связан с действием ферментов. Однако, несмотря на бесспорность связи между действием ферментов в живой клетке и сахарообразованием, все же до недавнего времени прямые эксперименты в этом направлении отсутствовали. Применив метод вакуум-инфильтрации для изучения динамики ферментного действия в ассимилирующем аппарате свекловичного растения ([27]), удалось показать согласованное действие синтезирующей и гидролизующей способности инвертазы листьев сахарной свеклы с интенсивностью образования сахарозы в ее корнях. В частности, нами было установлено, что инвертаза листьев молодых свекловичных растений в период наиболее интенсивного формирования ассимиляционного аппарата обладает исключительно высокой синтезирующей способностью. С возрастом растения, когда развертывается сахаронакопление в корнях и усиливается отток ассимилятов в запасные вместилища, синтезирующая способность инвертазы падает, и, наоборот, возрастает ее гидролизующее действие. Отсюда вытекает, что богатство растения в той или иной мере сахарами является результатом направленности действия инвертазы, скорости и соотношения ее синтезирующей и гидролизующей способности.

Зависимость между богатством растений сахарами и направленностью действия инвертазы была установлена в исследовании Рубина ([24]) на 10 сортах лука. При этом оказалось, что соотношение между монозами и сахарозой в отдельных сортах лука является отражением преимущественной направленности работы инвертазы в сторону синтеза или гидролиза. Позднеспелые сорта лука содержали в своих клетках в качестве преобладающего сахара сахарозу. Синтезирующая способность инвертазы у этих сортов лука превалировала над гидролитической. Это обстоятельство получило полное подтверждение в позднейшей работе Рубина и Лутиковой ([25]), проведенной с различными марками свеклы сахарной, столовой и кормовой. В указанной работе авторы приходят к следующему выводу: чем выше сахаристость, тем более высокой оказывается синтезирующая способность инвертазы как листьев, так и корнеплодов, активность же фермента, определяемая в автолитической смеси, находится в обратной связи со степенью их сахаристости. Опарину ([22]) удалось в корнях целого ряда сортов свеклы, полученных из различных географических точек, определенно показать, что: а) чем больше данный сорт содержит инвертазы, тем меньшим является процент накапливаемой им суммы сахаров; б) при повышении гидролитического направления инвертазы соответственно снижается процент сахарозы и возрастает процент инвертного сахара в корнях и, наконец, в) в пределах любого района, чем выше гидролитическая активность фермента, тем ниже оказалось отношение $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$.

Здесь необходимо остановиться еще на зависимости между фотосинтетической активностью и ферментативным действием ассимилирующих органов растения. К сожалению, по данному вопросу нет еще доста точного количества опытов. Но все же имеющиеся данные проливают некоторый свет на эту коренную проблему физиологии. Рубину и Лутиковой ([25]) удалось показать, что к полуденным часам синтетическая активность инвертазы значительно повышается. Позднее Рубиным и

Сисакяном ([26]) было показано, что указанная связь, установленная на свекле, распространяется также и на листья плодовых.

Образование сахарозы протекает не только проявлением синтетического действия инвертазы. Несомненно, что при этом важную роль играют и ферменты, осуществляющие промежуточные реакции в процессе этого синтеза.

Значение фосфора в процессах диссимиляторной фазы углеводного обмена при распаде углеводов основательно изучено. Что же касается участия фосфора в синтетических процессах, то по этому вопросу имеются только отрывочные указания. Между тем как с теоретической, так и с практической точек зрения он заслуживает особого внимания.

Исходя из представления Haworth'а ([41]) о строении молекулы сахарозы, Опарин и Курсанов ([23]) высказали предположение, что фиксация фруктозы в фуранозной форме осуществляется биологическим путем, через присоединение к спиртовой группе шестого углеродного атома остатка фосфорной кислоты. Отсюда вытекает, что ферментативному синтезу сахарозы должен предшествовать ферментативный синтез фосфофруктозы (2—5), осуществляемый соответствующей фосфатазой. Эти соображения побудили автора к постановке опытов ([27]) с сахарной свеклой при различных условиях фосфатного питания растений. При этом оказалось, что недостаток фосфора прежде всего сказывается на специфическом синтезе сахарозы, не оказывая существенного влияния на синтетический аппарат в целом. Впоследствии при повторении условий фосфатного голодания для цикория, нам удалось ([32]) показать нарушение углеводного обмена также у этого растения, основной углевод которого построен из остатков фрукто-фураноз ([41]).

После разработки методов изучения обратимых реакций фосфатаз, авторами этого метода был предпринят целый ряд разнообразных опытов для выяснения значения фосфатаз в синтезе сахарозы. Курсанов и Крюкова ([10]) полностью подтвердили на листьях сахарной свеклы установленный мной ([27], [32]) факт ослабления синтезирующего действия инвертазы при фосфатном голодании. Однако, помимо указанного, авторам удалось прямыми опытами показать, что листья сахарной свеклы, обеспеченные фосфором, при инфильтрации в них моносахаридов, образуют одновременно с сахарозой и довольно значительные количества фосфорноорганических соединений. Введение одной фосфорной кислоты приводило к синтезу некоторого количества фосфорноорганических веществ и вместе с тем к синтезу сахарозы из собственных запасов моносахаридов в клетках.

Одновременное введение инверта и раствора NaH_2PO_4, наряду с усилением образования фосфорноорганических эфиров, вызывало также наиболее энергичный синтез сахарозы. Наряду с этим Курсанов и Крюкова наблюдали, что ослабленный синтез сахарозы в листьях сахарной свеклы, подвергнутой фосфатному голоданию, легко можно устранить введением в них NaH_2PO_4. Основываясь на имеющемся по данному вопросу экспериментальном материале, а также на собственных исследованиях, Курсанов и Крюкова предлагают схему образования и распада сахарозы в живых клетках. Схема, которую мы приводим ниже, показывает, что в синтезе сахарозы участвуют три различных фермента: 1) гексозо-монофосфатаза; 2) инвертаза (β-фруктозидаза) и 3) фосфоросахараза.

Таким образом из краткого рассмотрения экспериментальных материалов о роли ферментов в процессе сахаронакопления в живой клетке с несомненностью вытекает фундаментальное значение ферментов в процессе углеводного обмена, в частности образования сахарозы.



Схема образования и распада сахарозы в живых клетках (по Курсанову и Крюковой)

III. Ферментативная природа стойкости растения к засухе и морозу

Высказанное еще в 1916 г. Н. Максимовым (14) предположение, что засухоустойчивость растений прежде всего обусловливается их способностью с наименьшим вредом переносить длительное обезвоживание своих клеток, теперь получило уже всеобщее признание(44). Исходя из того, что способность растения противостоять засухе в первую очередь определяется внутренними свойствами, теми физиолого-биохимическими процессами, которые затрагиваются в их клетках, мы предприняли целый ряд исследований для выяснения ферментативной природы стойкости растения к засухе (28, 31, 33, 34). Они показали тесную зависимость между направленностью действия ферментов и стойкостью растения к засухе.

Многочисленные опыты, проведенные нами на различных засухоустойчивых и незасухоустойчивых сортах пшениц, показали, что реакция растения на обезвоживание далеко не одинакова в смысле смещения ферментных процессов у засухоустойчивых и незасухоустойчивых сортов пшениц. Опыты с инвертазой на молодых проростках и на срезанных листьях взрослых растений с определенностью обнаружили резкое смещение ферментного равновесия в сторону гидролиза под влиянием обезвоживания их клеток. Так, например, А. Курсанов (4) в опыте с чайными листьями обнаружил падение синтезирующего действия инвертазы, с одновременным повышением его гидролитической активности в процессе завяливания листьев. Однако, как нам удалось показать в наших опытах, изменение синтезирующей и гидролизующей способностей фермента при завядании растения, названное нами коэффициентом смещения ферментного равновесия, у засухоустойчивых сортов коренным образом отличается от такового у сортов незасухоустойчивых. Засухоустойчивые сорта обладают способностью сохранять свой синтетический аппарат при более глубоком водном дефиците, чем сорта, нестойкие к засухе. Наряду с этим в опытах с инвертазой было показано, что для характеристики ферментативной природы засухоустойчивости сорта решающим являются не начальные показатели синтезирующей и гидролизующей способности фермента, а характер

тех изменений, которые возникают в энзиматических процессах под влиянием завядания.

С еще большей четкостью была выявлена тесная связь между засухоустойчивостью растения и его ферментативной природой в исследованиях направленности действия протеаз. На 6 сортах пшениц с дифференцированной схемой водного дефицита было обнаружено, что искусственное завядание листьев молодых проростков пшеницы приводит к падению синтезирующего действия протеаз и к увеличению их гидролизующей активности. Однако, различные сорта, в смысле их отношения к засухе при их завядании, проявляют далеко не одинаковую стойкость. Протеазы у засухоустойчивых сортов (Эритроспермум 0841, Меланопус 069 и Лютесценс 062) сохраняют синтезирующую способность при более глубоком водном дефиците (при потере 50% от начального веса листьев), в то время как незасухоустойчивые сорта (Тетчер, Маркиз и Цезиум 0111) теряют эту способность при менее глубоком водном дефиците (20—40% начального веса листьев). В этой же работе ([33]) в качестве предположения было высказано мнение, что гибель растения при засухе тесным образом связана с нарушением свойственного живым тканям ферментативного равновесия, возникающего как по причине чрезмерного нарастания гидролизующей активности ферментов, так и вследствие потери их синтезирующего действия.

Как показали дальнейшие опыты ([34]) с одновременным изучением направленности действия инвертазы и протеаз в двух сортах пшеницы, причиной гибели растительных тканей является необратимое смещение ферментного равновесия в сторону гидролиза. Когда ферментное равновесие смещается в сторону гидролиза до определенного предела, то растительные клетки уже обречены на гибель, ибо последующие поливы не спасают органы растения от их гибели. Смещение ферментной реакции в сторону гидролиза нарушает равновесие между процессами созидания и процессами разрушения живой материи, создает условия, так сказать, к постепенному саморазрушению протоплазмы.

При отсутствии полного параллелизма между засухоустойчивостью и морозостойкостью все же в основе этих двух физиологических свойств растений лежит способность их противостоять прямому или косвенному отнятию воды [Максимов ([15])].

Однако, несмотря на очевидность положения о том, что в основе этой способности должны быть заложены глубоко биологические факторы, все же до последнего времени отмирание растения при вымерзании связывается исключительно с механическим повреждением протоплазмы ([36]). Эта точка зрения не разделяется уже многими исследователями. В частности, Максимов ([17]) в последнем издании Краткого курса физиологии растений определенно говорит о том, что при отмирании растения под действием низких температур мы имеем дело с нарушением правильного хода биохимических процессов. Все же до сих пор в этом направлении не были проведены прямые исследования. И сейчас мы еще не располагаем достаточным количеством экспериментальных материалов, посвященных выяснению биохимической природы морозоустойчивости.

Курсанов с сотрудниками ([11]), изучая влияние температурного воздействия на обратимость действия инвертазы в живой клетке, обнаружили, что наряду с различными смещениями отношения синтез-гидролиз у инвертазы при разных температурах, в пределах от 0 до 8° C, в растениях получает явное преобладание гидролитический процесс. Подвергая сравнительному (на двух сортах яблони) изучению влияние низких температур на обратимые реакции инвертазы и протеаз, Сисакян и Рубин ([35]) наблюдали резкое падение синтетической способности как инвертазы, так и протеаз. Одновременно с этим было установлено, что

смещение ферментного равновесия в сторону гидролиза, а также полная потеря синтезирующей способности ферментов у незимостойкого сорта наступают при более высокой температуре, чем у сорта, стойкого к морозу.

В этой работе было высказано предположение, что гибель растения при низких температурах, аналогичная гибели растительных клеток под влиянием засухи, также обусловливается необратимым смещением ферментных реакций в сторону гидролиза. В связи с этим заслуживает внимания тот факт, что, как это экспериментально установлено Голуш ([2]), а затем Максимовым ([16]), как низкие температуры, так и завядание приводят к повышению проницаемости плазмы. По этому поводу Максимов замечает, что «Остановка ростовых процессов, ослабление способности восстанавливать тургор, быть может, и смена синтетических процессов процессами распада — все это представляется мне последствиями потери клеткой ее осмотических свойств». Трудно себе представить, чтобы потеря осмотических свойств клетки не была связана с глубоко идущими в ней биохимическими изменениями. Нам представляется, что повышение проницаемости плазмы и нарастание происходящих в ней процессов распада тесно связаны и взаимно обусловливают друг друга.

Автор не склонен сводить сложные биологические явления смерти к элементарным физико-химическим или физическим явлениям, а также и только к направленности ферментативных процессов. Тем не менее можно считать, что ближайшее знакомство с ходом биологически важных ферментативных процессов в организме позволит нам значительно ближе подойти к пониманию причин гибели растений и их устойчивости к тем или иным воздействиям.

С этой точки зрения особый интерес представляют замечания Ф. Энгельса ([38]). В своей книге «Людвиг Фейербах» Энгельс пишет, что «то, что жизнь есть результат всей природы, нисколько не противоречит тому обстоятельству, что белок, являющийся исключительным, самостоятельным носителем жизни, возникает при определенных, даваемых всей жизнью природы условиях, но возникает все же как продукт химического процесса». Этими словами Энгельса подчеркивается важность изучения химизма жизненных явлений. И в общей цепи химических процессов особое место должно занимать изучение процессов распада и образования белкового тела, ибо оно является «исключительным, самостоятельным носителем жизни».

IV. Ферментативная природа скороспелости

Рассмотрим теперь в кратких чертах связь ферментативных реакций с другими физиологическими свойствами растений. Здесь прежде всего необходимо остановиться на установленной зависимости скороспелости и превалировании гидролитической активности фермента над синтетической.

Рубин ([24]) на сортах лука и капусты показал, что сорта лука, развивающиеся медленно и используемые в культуре как двухлетние, содержат в своих клетках в качестве преобладающего сахара сахарозу. Синтетическая способность инвертазы у этих сортов лука превалирует над гидролитической. У луков же раннеспелых подавляющая часть сахаров представлена монозами. Для инвертазы этих сортов лука характерно преобладание гидролиза над синтезом. Подобного же рода факт был установлен и в отношении капусты. Позже оказалось, что эта закономерность распространяется также и на плодовые культуры ([26]).

В полном соответствии с установленными выше фактами находятся и наши данные ([29], [30]) по изучению обратимых ферментных реакций в

связи с прохождением стадии яровизации у пшеницы и хлопчатника, а также фотопериодическим воздействием, приводящим в обоих случаях к сокращению длины вегетации. В результате этих опытов было показано, что яровизационное воздействие на семенной материал коренным образом сдвигает соотношение между синтезирующим и гидролизующим действием инвертазы. В листьях яровизированных растений резко повышается гидролизующая способность фермента при одновременном понижении его синтезирующего действия.

Следовательно, в естественном состоянии скороспелость связана с преобладанием гидролитической способности фермента, что получается также при искусственном укорочении длины вегетационного периода, т. е. как яровизационным, так и фотопериодическим воздействием. Впоследствии при исследовании ферментной природы искусственно дозариваемых плодов Курсанов и Крюкова ([9]) обнаружили, что дозаривание плодов связано с преобладанием гидролиза над синтезом у инвертазы.

Следует впрочем заметить, что толкование скороспелости растений с точки зрения обратимых ферментативных процессов не имеет до настоящего времени достаточно обоснованного физиологического толкования, вследствие чего некоторые положения нуждаются в дальнейшей разработке.

Весьма интересные данные получены в последнее время Арциховской ([1]) при изучении биохимической природы иммунитета овощей. Она показала, что поражаемость овощей при хранении сопровождается падением окислительного потенциала и возрастанием гидролитической способности ферментов.

V. Заключение

Мы рассмотрели краткий итог экспериментальных работ, посвященных выяснению биохимической природы физиологических свойств растения. На примере исследования обратимых ферментных реакций в связи с сахаронакоплением, засухо- и морозоустойчивостью и скороспелостью показана тесная связь между направленностью действия ферментов, соотношением их синтезирующей и гидролизующей способности и хозяйственно-важными физиологическими особенностями растений. Разобранный здесь материал дает основание уже в ближайшем будущем перейти от изучения закономерностей ферментных реакций к управлению ими. В этой связи особое место должны занимать вопросы регулирования ферментативных процессов изменением минерального питания растения. Впрочем такие попытки уже сделаны [Сисакян ([27], [32]), Щербаков ([37]), Дикусар ([3]) и др.]. Необходимо только от попыток перейти к планомерным исследованиям в этом направлении, памятуя слова великого вождя нашей партии товарища Сталина «смелее экспериментируйте, мы вас поддержим».

ЛИТЕРАТУРА

1 Арциховская Е. В., Диссертация на степень кандидата биологических наук, 1939.
2 Голуш Б. М., Труды Ин-та физиологии растений АН СССР им. К. А. Тимирязева, I, вып. 2, 111, 1937.
3 Дикусар И. Г., Доклад в Доме ученых АН СССР на заседании Секции физиологов, 1939.
4 Курсанов А. Л., Сборник работ по биохимии чайного производства, 1935.
5 Курсанов А. Л., Биохимия, I, 269, 1936.
6 Курсанов А. Л., Биология ферментов (в печати).
7 Курсанов А и Брюшкова К., Биохимия, 3, вып. 5, 1938.
8 Курсанов А. и Крюкова Н., Биохимия, 3, 529, 1938.
9 Курсанов А. и Крюкова Н., Биохимия, 3, 202, 1938.
10 Курсанов А. и Крюкова Н., Биохимия, 4, вып. 3, 1939.

[11] Курсанов А., Крюкова Н. и Морозов А., Известия АН СССР, биологическ. серия, 1, 1938.
[12] Лепешкин В., Protoplasma, 27, 351, 1937.
[13] Лепешкин В., Kolloidchem. d. Protoplasmas, 1938.
[14] Максимов Н. А., Журн. Русск. бот. об-ва, 1, 1916.
[15] Максимов Н. А., Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, XXII, вып. 1, 3, 1929.
[16] Максимов Н. А., Доклады АН СССР, XXI, 4, 1938.
[17] Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений, 1938.
[18] Опарин А., Erg. d. Enzymforsch., 3, 57, 1934.
[19] Опарин А., Успехи химии, 3, 200, 1934.
[20] Опарин А., Возникновение жизни на земле, Биомедгиз, 1936.
[21] Опарин А., Известия АН СССР, биологическ. серия, 6, 1733, 1937.
[22] Опарин А., Биохимия, 2, 135, 1937; Enzymologia, 4, 13, 1937.
[23] Опарин А. и Курсанов А., Bioch. Zeitschr., 239, 1, 1931.
[24] Рубин Б. А., Биохимия, 1, 467, 1936.
[25] Рубин Б. и Лутикова О., Биохимия, 2, 423, 1937.
[26] Рубин Б. и Сисакян Н., Биохимия, 4, вып. 2, 1939.
[27] Сисакян Н. М., Биохимия, 1, 301, 1936.
[28] Сисакян Н. М., Биохимия, 2, 687, 1937.
[29] Сисакян Н. М., Биохимия, 2, 263, 1937.
[30] Сисакян Н. М., Известия АН СССР, биологическ. сер., 6, 1769, 1937.
[31] Сисакян Н. М., Советская наука, 2, 42, 1938.
[32] Сисакян Н. М., Биохимия, 3, 94, 1938.
[33] Сисакян Н. и Кобякова А., Биохимия, 3, вып. 6, 1938.
[34] Сисакян Н. и Кобякова А., Биохимия, 4, вып. 2, 1939.
[35] Сисакян Н. и Рубин Б., Биохимия, 4, вып. 2, 1939.
[36] Туманов И. И., Зимостойкость растений, Сельхозгиз, 1931.
[37] Щербаков А. П., Биохимия, 3, 417, 1938.
[38] Энгельс Ф., Людвиг Фейербах, стр. 83, 1931.
[39] Bersin Th., Kurzes Lehrbuch der Enzymologie, 1938.
[40] Björksten J., Biochem. Zeitschr., 225, 1, 1930; Planta, 2, 75, 1930.
[41] Haworth W., Ber. d. Chem. Ges., 65, 43, 1932.
[42] Mothes K., Planta, 51, 31, 1933.
[43] Payen et Persoz, Annales de chimie et de phys., 53, 73, 1833.
[44] Schimper, Faber, Pflanzen-Geographie, Dritte Auflage, 1, 1935.
[45] Vles F. u. Gex M., Arch. Phys. Biol., 6, 255, 1938.

N. M. SYSSAKYAN. THE PHYSIOLOGICAL RÔLE OF FERMENTS

SUMMARY

The present article presents in brief the results of experimental work in the field of the investigation of the physiological rôle of ferments in the living cell. The importance and perspectives of a study of reversible enzymatic processes in plant tissues are discussed; also the close connection between the direction of the action of ferments, between the coordination of their synthetic and hydrolytic activity and the following physiological properties of plants: sugar accumulation, drought- and frost-resistance, earliness, and keeping qualities.

Institute of biochemistry,
Academy of sciences of the U. S. S. R.,
Moscow

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Série biologique — Серия биологическая

А. И. ОПАРИН

БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ХЛЕБОПЕКАРНОГО КАЧЕСТВА ЗЕРНА И МУКИ

В докладе товарища В. Молотова на 18-м съезде ВКП(б) указывается, что одной из задач 3-й пятилетки по линии пищевой промышленности является улучшение качества выпускаемых продуктов. В частности, эта задача стоит и перед хлебопекарной промышленностью. В течение двух первых пятилеток хлебопечение у нас в Союзе коренным образом реконструировалось. Оно в основном перешло от мелкокустарного промысла к крупному механизированному производству. Уже сейчас только одними промышленными предприятиями у нас ежесуточно выпекается такое количество хлеба, что его вес приближается к весу ежесуточно выплавляемого за то же время по всему Советскому Союзу чугуна. «Если представить себе,— пишет проф. А. Островский,— всю годовую продукцию нашего механизированного хлебопечения в виде непрерывно выходящего из печи каравая хлеба квадратного сечения с ребром в полметра, то такой своеобразной лентой можно трижды опоясать земной шар по экватору». Этот рост механизированного производства продолжается и дальше, и согласно доклада тов. В. Молотова в третью пятилетку должно быть развернуто строительство новых хлебозаводов.

Заводское механизированное хлебопечение имеет целый ряд несомненных преимуществ с технологической, экономической и социальной точек зрения, но вместе с тем оно выдвигает перед производственником ряд новых требований, которые прежде всего диктуются увеличением масштаба производства. Кустарь-пекарь, в зависимости от ряда иной раз случайных причин, давал хлеб то несколько лучшего, то несколько худшего качества, и это проходило более или менее незаметно, так как он обслуживал небольшой круг потребителей. Современные хлебозаводы обслуживают большие городские районы или даже целые города. Поэтому каждая ошибка в их работе резко сказывается на питании населения. Здесь уже не может быть места случайностям. Завод должен всегда г а р а н т и р о в а т ь высокое качество хлеба. А это может быть осуществлено только на основе глубокого понимания тех процессов, которые совершаются при тестоведении и выпечке хлеба, только при сознательном управлении этими процессами.

Вместе с тем не нужно забывать, что качество хлеба зависит не только от хлебозавода. В разрешении этой задачи в равной мере должны участвовать и сельское хозяйство (совхозы и колхозы) и мельницы. Общеизвестно, что качество хлеба определяется прежде всего хлебопекарными свойствами муки. Это значит, что при одной и той же (нормальной) технологической схеме, при одном и том же количестве и качестве дрожжей, условии ведения теста, выпечки и т. д. из одной муки получается прекрасный пышный легко и полностью усвояемый хлеб, а из другой при тех же условиях — дефектный, малопригодный для употребления в пищу продукт. На основании громадного опытного материала с полной очевидностью установлено, что хлебопекарные

качества муки заложены еще в зерне. Прежде всего они определяются сортом зерна. Поэтому в длинной цепи борцов за качество хлеба первое место должен занимать селекционер.

Но нужно иметь в виду, что зерно одного и того же генетического происхождения, выросшее при разных внешних условиях, даст весьма различную по своим качествам муку. За последнее время все с большей и большей отчетливостью выясняется, что особое значение здесь имеет степень зрелости зерна. Различные неблагоприятные внешние воздействия, имеющие место при созревании зерна, как то: суховей, морозобой, поражение зерна вредителями (клопом-черепашкой) и т. д. весьма резко снижают хлебопекарные качества зерна, из которого получается дефектная, в некоторых случаях даже мало пригодная для изготовления хлеба мука. Весьма сильно снижает хлебопекарные качества и прорастание зерна, которое имеет место в отдельные сырые годы при растянутых сроках уборки. Но даже в том случае, когда мы имеем дело с «нормальными» условиями созревания, один и тот же сорт пшеницы при различных метеорологических условиях ведет себя не одинаково. При этом большое значение имеют не только условия созревания зерна на корню, но и так называемое послеуборочное дозревание, которое частично происходит при стоянии снопов и при отлежке обмолоченного зерна. Таким образом на сортовые различия зерна накладываются влияния внешних условий, при которых происходило его созревание. На это должен обратить особое внимание агроном в своей борьбе за качество хлеба.

Следующим звеном в борьбе за хороший хлеб является мельница, которая накладывает свой существенный отпечаток на качество получаемой на ней муки. Подсортировка и кондиционирование зерна нередко являются решающими в этом деле факторами. Но нам нередко приходится констатировать, что мука, полученная из одного и того же зерна, по одной схеме и с одним и тем же процентным выходом (одного и того же сорта), но смолотая на разных мельницах, обладает несколько различными хлебопекарными свойствами. Особенно резко выступает это различие при сравнении партий муки, полученных, с одной стороны, в производственных условиях на большой товарной мельнице, и с другой — на опытной полупроизводственной установке.

Наконец, мука поступает на хлебозавод, перед которым стоит задача — выявить все ее потенциальные возможности, установить ее достоинства и недостатки и на основе этого «диагноза» так построить свою технологическую схему производства, чтобы всегда гарантированно получать хороший хлеб. Мы видим, что борьба за качество хлеба представляет собой длинную цепь мероприятий, осуществляемых работниками поля, мельницы и хлебозавода. В этой сложной комплексной борьбе чрезвычайно важным является ясное представление о том, чего мы хотим, чего мы добиваемся на каждом отдельном участке этого фронта. Мы должны точно знать, в чем именно состоят хлебопекарные качества зерна и муки, как создаются эти качества и каким образом может на них повлиять каждый из упомянутых выше работников на своем участке производства, на чем должен сосредоточить свое внимание селекционер, агроном, механизатор, работник элеватора, мельницы, хлебозавода.

К сожалению, до настоящего времени дело здесь обстоит далеко не вполне благополучно. Хлебопекарные качества муки или зерна, из которого данная мука получена, в настоящее время во всех странах мира определяются еще чисто эмпирическим путем — на основе пробных выпечек. Конечно, при отсутствии других рациональных методов и пробная выпечка может дать известные производственные указания. Но уже и сейчас она далеко не в полной мере удовлетворяет производственника, так как дает лишь суммарный ответ, плоха или хороша

данная мука, не вскрывая причин и не давая возможности связать качество данной муки с определенной стадией производственного процесса. Каждая партия муки при изготовлении хлеба требует к себе определенного подхода, определенной технологической схемы, и только при этих условиях она выявляет все свои качества. Поэтому в настоящее время и в научной литературе и в практике хлебопекарной промышленности можно найти большое количество разнообразных схем, предлагаемых различными авторами для осуществления пробных выпечек. Для того чтобы на практике выявить хлебопекарные качества муки, приходится осуществлять или несколько пробных выпечек по разным схемам, что весьма усложняет работу и делает этот метод громоздким, или пользоваться одним стандартным методом выпечки, что не всегда правильно ориентирует нас при оценке качества данной муки.

В особенности это важно при оценке хлебопекарных качеств сортового зерна. При выборе сортов для массового посева обычно судят об их хлебопекарных качествах на основании пробной выпечки, произведенной по определенной стандартной методике. При этом далеко не исключена возможность того, что данный сорт бракуется только в силу его несоответствия с данной схемой выпечки. И если бы была применена иная схема, иной улучшитель и т. д., то наше суждение об этом сорте резко изменилось бы.

Для того чтобы планомерно и рационально вести борьбу за качество хлеба, необходимо вскрыть те причины, которые лежат в основе хлебопекарных свойств зерна и муки, необходимо дать в руки селекционеру, мукомолу и хлебопеку те объективные показатели качества, по которым можно было бы непосредственно оценивать зерно и муку, не осложняя эту оценку всеми теми привходящими обстоятельствами, которые накладываются при размоле и выпечке.

Над этим вопросом уже в течение ряда лет как у нас, так и за границей работало много исследователей. Но проблема оставалась неразрешенной, главным образом, потому, что причину хлебопекарных свойств муки и зерна искали только в ее химическом составе. Мной еще в 1929 г. было указано, что качество муки зависит не только от ее первоначального химического состава, но и от того, как поведут себя белки, крахмал и другие составные части муки в технологическом процессе. При смешивании муки с водой, при замесе теста указанные выше вещества претерпевают ряд химических изменений. Эти последние совершенно необходимы для того, чтобы в конечном итоге получился хлеб надлежащего качества. Но при работе с различными партиями муки можно заметить, что скорость разбираемых химических превращений бывает различна. В одних случаях они протекают в весьма бурных темпах, в других, наоборот, совершаются лишь очень медленно. При нормальном технологическом процессе между замесом теста и его посадкой в печь должно пройти определенное количество времени, в течение которого в тесте происходит размножение прибавляемых к нему дрожжей и его брожение; в течение того же времени и притом в строго определенных пределах должны осуществиться и указанные выше химические изменения белков, крахмала и т. д. Для качества готового хлеба в равной степени плохо и слишком быстрое течение этих процессов и, наоборот, их замедление, когда за требуемый промежуток времени они не успевают в должной мере осуществиться. Хороший хлеб может быть получен только в том случае, когда технологу удается гармонически сочетать скорость химических превращений со скоростью протекающих в тесте микробиологических процессов. Поэтому хорошей в хлебопекарном отношении мукой мы называем такую муку, при замесе которой химические реакции протекают со скоростью, соответствующей принятой нами в данном слу-

чае технологической схеме. Таким образом, именно эта скорость химических превращений, а не просто состав муки, определяет ее хлебопекарные качества.

Но, как известно, белки, крахмал и другие вещества, если их выделить из муки в виде тщательно очищенных препаратов, сами по себе химически изменяются с такой малой скоростью, которая практически почти равна нулю. Указанные выше процессы могут происходить при замесе муки только благодаря тому, что в ней содержится известное количество биологических катализаторов-ферментов, которые весьма сильно ускоряют течение химических реакций. Всякое нормальное зерно содержит в себе известный запас разнообразных ферментов. При помоле ферменты не разрушаются и в значительной степени сохраняют свою каталитическую активность. Но, как показали исследования Баха, мои и ряда моих сотрудников, активность ферментов зерна весьма сильно изменяется в процессе его прорастания и созревания. Поэтому взятое для помола зерно может очень сильно различаться по своей ферментативной активности в зависимости от условий созревания, от того состояния, в котором оно находится. Это приводит к тому, что скорость протекающих в тесте ферментативных реакций будет сильно меняться в зависимости от того, какую муку мы взяли для замеса.

Из всего сказанного следует, что для определения хлебопекарных качеств муки должны быть самым тщательным образом учтены те ферментативные процессы, которые происходят в тесте. Ввиду исключительной важности изложенного вопроса Институт биохимии Академии Наук по договору с Главхлебом предпринял специальные исследования действия ферментов в процессе тестоведения, расстойки и выпечки хлеба. В этой работе наряду с Институтом биохимии приняли участие и кафедра Технологии хлебопечения Московского инженерно-технологического института хлебопекарной промышленности и Технологический отдел всесоюзного научно-исследовательского института хлебопекарной промышленности. Результаты работ этого коллектива за 1937 г. напечатаны в специальном сборнике[1].

Наши исследования не только полностью подтвердили правильность того положения, что в основе технологического процесса хлебопечения лежат ферментативные реакции, но и позволили установить, какие именно из этих реакций определяют собой то или иное качество готового хлеба. Далее нами были разработаны показатели и методы, на основании которых можно было следить за ходом этих реакций, и установлены определенные количественные нормы, в пределах которых указанные реакции должны совершаться при нормальном технологическом процессе для того, чтобы хлеб получился надлежащего хорошего качества. Таким образом, были созданы предпосылки для предварительного определения хлебопекарных качеств муки на основании выработанных нами показателей и норм. При этом создавалась возможность не только определить, хороша или плоха данная мука в хлебопекарном отношении, но и точно установить, к чему именно сводятся ее недочеты, и количественно выразить степень ее отклонения от нормы.

В 1938 г. наши методы, показатели и нормы были испытаны в заводской обстановке в специально организованной для этой цели лаборатории на 12-м Московском хлебозаводе имени т. Сталина. Эта лаборатория[2], явившаяся опорным пунктом Института биохимии на производстве, подвергла исследованию все те партии 72% пшеничной муки, которые поступали на хлебозавод в течение года. Это дало

[1] Биохимия хлебопечения, сборник первый, изд. Ак. Наук (1939). Здесь же приведена относящаяся к данному вопросу литература.

[2] Заведующей лабораторией является Е. Онищенко.

в наши руки большой материал, содержащий в себе характеристику нескольких сотен партий товарной муки, полученной из разных пунктов Союза.

На основании полученных показателей лаборатория давала хлебозаводу рецептуру, согласно которой велось смешивание отдельных партий муки («валка» муки), причем удалось показать, что во всех тех случаях, когда мучная смесь отвечала нашим нормам, всегда получался хороший стандартный хлеб.

Наряду с производственной работой заводской лаборатории в 1938 г. велись и дальнейшие углубленные исследования в лабораториях Института биохимии и кафедры Технологии хлебопечения Московского инженерно-технологического института. Последние позволили усовершенствовать нашу методику и, что самое главное, значительно продвинуться вперед по пути более глубокого понимания причин, лежащих в основе хлебопекарных качеств зерна и муки. Результаты этих работ подготавливаются к печати и в ближайшее время выйдут в виде второго сборника, посвященного вопросам биохимии хлебопечения. В настоящей статье я хочу лишь вкратце изложить те выводы, к которым мы пришли в результате всей проделанной работы с тем, чтобы на основании полученных итогов наметить перспективы той борьбы, которая развернутым фронтом должна вестись в 3-ю пятилетку за повышение качества хлеба.

Углеводный комплекс муки и его ферментативные изменения в процессе тестоведения, расстойки и выпечки определяют собой следующие хлебопекарные качества: 1) газообразующую способность теста; 2) цвет корки хлеба и 3) водоудерживающую способность мякиша хлеба (его определяемую на-ощупь влажность, «пропеченность или сыропеклость»).

Газообразующая способность теста является весьма важным хлебопекарным показателем. При употреблении муки с высокой газообразующей способностью в тесте в результате брожения возникает большое количество углекислоты, что при достаточной газоудерживающей способности обусловливает хорошую подъемность теста. Напротив, в тесте, приготовленном из плохой с указанной точки зрения муки, газа образуется мало, вследствие чего получается плохо разрыхленный, плотный, хлеб с пониженным против нормы объемным выходом. Количество образующегося в тесте газа зависит не только от количества и качества внесенных дрожжей, но в основном определяется содержанием в тесте способных к сбраживанию сахаров. Это содержание складывается из тех сахаров, которые первоначально находились в муке (в том числе и сахарозы), и из мальтозы, образующейся в результате ферментативного осахаривания крахмала в процессе тестоведения и расстойки. Как мы увидим ниже, в большинстве случаев собственные сахара муки полностью выбраживаются уже в первые стадии технологического процесса, и газообразование в тесте в наиболее ответственный момент его расстойки почти целиком зависит от той мальтозы, которая образуется вследствие ферментативного распада крахмала.

Проф. Л. Ауэрманом и проф. А. Островским был разработан метод, позволяющий определять всю сумму сбраживаемых сахаров как первоначально находящихся в муке, так и образующихся при 5-часовой расстойке теста при 30° С. Метод основан на сбраживании сахаров избыточным количеством прибавленных к тесту дрожжей и объемным определением образующегося при этом углекислого газа. Произведенные по этому методу в лаборатории 12-го хлебопекарного завода определения показали, что газообразующая способность муки может колебаться в довольно широких пределах. По партиям муки урожая 1937 г. она колебалась от 940 до 1770 мл газа.

Прямой пропорциональности между газообразующей способностью муки и объемным выходом хлеба установить не удается по вполне понятным причинам, так как объем хлеба зависит не только от газообразования, но и от способности теста удерживать этот газ. Поэтому в ряде случаев и при большой газообразующей способности мы имеем грубую структуру мякиша и малообъемный хлеб вследствие плохих механических качеств теста. Однако, в том случае, когда газообразующая способность муки была ниже 1200, хлеб практически всегда получался с малым объемным выходом.

Очень показательным является определение газообразующей способности для предварительного установления характера цвета корки того хлеба, который будет получен из данной муки. Дело в том, что нормальный (румяный) цвет корки белого хлеба в основном определяется тем количеством сахара, которое осталось в тесте к моменту его посадки в печь. Если газообразующая способность муки низка, т. е. если в тесте содержится и образуется малое количество сахаров, они успевают во время расстойки полностью (как говорят виноделы «до-суха») быть выброжены дрожжами. Такая мука даже при сравнительно высокой температуре печи даст хлеб с бледной коркой. Поэтому пекаря характеризуют такую муку, как «крепкую на жар».

Ниже мы приводим табл. 1, составленную на основании исследования 206 партий муки (из зерна урожая 1937 г.), прошедших через 12-й хлебозавод. Все партии муки разбиты на 4 группы согласно их газообразующей способности.

Таблица 1

Газообразующая способность 100 г муки 72% выхода и окраска хлеба по эталону

Газообразующая способность	1 очень бледн.	2 бледный	3 нормальный	4 румяный	5 темно-коричн.
	в %				
900—1200	80	20	—	—	—
1201—1400	14.5	51	33.0	1.5	—
1401—1600	—	11.0	62.0	27.0	—
1601 и свыше	—	—	55.0	25.0	20.0

Мы видим, что те партии муки, газообразующая способность которых была не выше 1200, при выпечке пробных батонов в производственной печи в 80% случаев дают хлеб очень бледный и в 20%— бледный. Таким образом, независимо от температуры печи (которая за производственный период, конечно, испытывала известные колебания), хлеб из такой муки всегда получается с неудовлетворительной окраской корки. Вторая группа партий с газообразующей способностью от 1201 до 1400 дает уже около 35% нормального по окраске хлеба. Но и здесь еще мы имеем очень большое количество батонов с бледной коркой. Нормальной нужно признать газообразующую способность в пределах от 1400 до 1600. Эта группа партий на 89% дает хлеб нормальный или даже румяный, и лишь 11% подходит под эталон 2. Очень бледного хлеба (эталон 1) вообще в этом случае не получается. Партия с газообразующей способностью выше 1600 уже вообще ни разу не давала бледного хлеба. На 80% мы имеем здесь нормальную или румяную окраску корки, а в 20% корка была даже слишком темно окрашенной.

Таким образом, газообразующая способность дает весьма ясные указания относительно того, как поведет себя данная партия муки в производстве. За норму газообразующей способности мы принимаем 1400—1600 мл углекислого газа. Если исследуемая нами партия обладает более низкой газообразующей способностью, то мы весьма существенно рискуем, выпекая хлеб из одной такой муки, получить его с малым объемным выходом и с ненормально бледной коркой. Для предупреждения брака в этом случае необходимо или смешивать такую муку с другой партией, обладающей более повышенной газообразующей способностью, или добавлять к тесту улучшители (заварку, мальцэкстракт, мальтозную патоку или просто сахар).

Большой полученный в производственной лаборатории экспериментальный материал показывает, что газообразующая способность мучной смеси (валки муки) может быть легко заранее вычислена, исходя из тех данных, которые получены при определении газообразующей способности отдельных партий, входящих в эту смесь. Это может быть сделано на основании простой арифметической пропорции. Опыт показывает, что вычисленная таким образом величина и фактически определенный размер газообразующей способности валки в большинстве случаев весьма близки между собой. Таким образом, на основании этого показателя мы можем рационально осуществлять валку муки, равняясь все время на то, чтобы газообразующая способность мучной смеси, поступающей в производство, лежала в пределах нормы (1400—1600 мл). Конечно, этого можно достигнуть только тогда, когда есть на заводском складе подходящая мука для валки. В противном случае приходится прибегать к улучшителям, но и тогда нужно исходить из строго количественных расчетов.

Так как мука, полученная из зерна урожая 1937 г., в большинстве случаев проявляла себя, как мука «крепкая на жар», на заводе огульно ко всем партиям, как правило, добавлялся сахар в размере от 1 до 1½%. Табл. 2, составленная на основании данных про-

Таблица 2

Газообразующая способность муки 72% выхода с добавлением сахара и количество сахаров в хлебе

№ партии муки по складу	% добавления сахара	Газообразование 100 г муки за 5 час.	Оценка хлеба по эталону	Количество сахаров в хлебе (в пересчете на глюкозу)
129	0	970	1	0.40
	1	1270	2	1.35
	2	1238	3	2.0
133	0	980	1	0.79
	1	1170	2	1.01
	2	1280	3	1.83
130	0	1310	2	1.40
	1	1420	3	2.16
	2	1550	4	3.21
141	0	1330	3	1.57
	1	1550	4	2.09
	2	1690	5	3.92
131	0	1400	3	1.68
	1	1528	4	2.75
	2	1680	5	3.96

изводственной лаборатории, показывает, что в этом деле необходим дифференцированный подход и что внесение сахара должно производиться, исходя из строгого расчета на основании показателей газообразующей способности валки.

В табл. 2 для примера приведены две партии муки, обладающие очень низкой газообразующей способностью (№ 129 и 133), две партии с несколько пониженным газообразованием (№ 130 и 141) и, наконец, одна партия (№ 131) нормальная в указанном отношении. Рассмотрение таблицы показывает, что для получения нормальной окраски корки хлеба и для того, чтобы дать потребителю в хлебе нормальное количество сахара[1], к первым двум партиям муки нужно прибавить по меньшей мере 2% сахара. Прибавление к партии № 130 уже 1% сахара является избыточным. Здесь можно обойтись прибавкой всего 0.5%. Еще меньшее количество сахара требует мука № 141. И, наконец, к муке № 131 сахара совсем добавлять не нужно. Эти данные показывают, что при правильном учете газообразующей способности можно значительно сократить расход вносимого в тесто сахара и вместе с тем всегда давать потребителю хлеб с тем постоянным содержанием сахаров, которое соответствует стандарту для данного изделия. В своем отчете лаборатория 12-го хлебозавода показывает, что за 180 дней работы завода на муке из зерна урожая 1937 г. около 50% валок вообще не нуждалось в добавлении сахара. В них надлежащая газообразующая способность могла быть достигнута просто рациональным смешиванием отдельных партий муки. В остальных случаях добавка сахара производилась строго дифференцированно. Приведенный лабораторный расчет показывает, что за указанный период времени таким путем достигается экономия в 28.13 т сахара, т. е., если считать стоимость тонны сахара в 3270 р., общая экономия выражается в сумме 91 985 р.

Из всего сказанного мы видим, что газообразующая способность является удобным показателем, правильно ориентирующим производственника в его борьбе за качество хлеба и дающим возможность сознательно, рационально подходить к составлению валок и внесению улучшителя. Но, конечно, не нужно забывать, что этот показатель является суммарным, охватывающим все те явления, которые обусловливают газообразование в тесте без их детальной дифференцировки. Для понимания сущности явления необходим более глубокий анализ причин, лежащих в основе газообразующей способности муки.

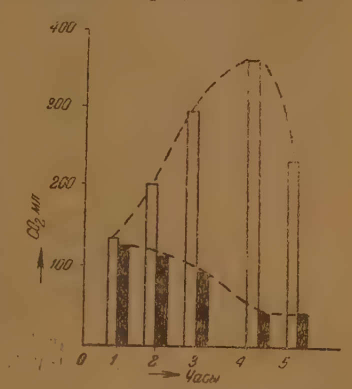
Как я уже указывал выше, количество газа, которое может образоваться в процессе брожения теста, приготовленного из данной муки, определяется, с одной стороны, теми способными к сбраживанию сахарами, которые уже содержались в самой муке до ее смешивания с водой, и, с другой — той мальтозой, которая образуется в результате ферментативного осахаривания крахмала в процессе тестоведения и расстойки. Многочисленные анализы различных авторов показывают, что в нормальной пшеничной муке содержится лишь очень небольшое количество редуцирующих сахаров. По данным лаборатории 12-го хлебозавода в поступающей на этот завод муке 72% выхода, полученной из зерна урожая 1937 г., количество этих сахаров в пересчете на мальтозу колебалось от 0.19 до 0.38%, в среднем 0,26%. Такие количества сахара лишь в ничтожной степени могли влиять на газообразующую способность муки.

Гораздо большее значение имеет содержание в муке сахарозы (точнее, сахаров, определяемых после 5-минутного гидролиза с соляной

---

[1] Для данного сорта хлеба это количество сахара колеблется в пределах от 1.5 до 2% в пересчете на глюкозу.

кислотой)[1]. В указанных выше партиях муки содержание этого сахара колебалось в пределах от 1 до 2.1%, в среднем 1.55%. С первого взгляда может показаться, что в том случае, когда сумма редуцирующих сахаров и «сахарозы» достигает 2.5%, эти сахара могут сыграть решающую роль в смысле определения газообразующей способности муки, так как при нормальном безопарном способе тестоведения на брожение требуется 2—3% сухих веществ муки, а при опарном — 3—4%. Однако, как показали исследования проф. А. Островского, к этому вопросу нельзя подходить только чисто арифметически, во-первых, потому, что часть сахаров определяемых при 5-минутном гидролизе, не может быть использована дрожжами в процессе брожения и, следовательно, не обусловливает собой газообразования. Во-вторых, для получения нормального хлеба нам важно не только общее количество газа, но и образование его в определенный период технологического процесса. На заимствованной нами из работы проф. А. Островского диаграмме (фиг. 1) дана динамика образования газа в тесте по часам, причем черными столбиками обозначено то количество газа, которое образуется за счет только одних своих первоначально содержащихся в муке сахаров. Белые столбики дают по часам газообразование, которое происходит как за счет собственных сахаров муки, так и за счет той мальтозы, которая возникает при ферментативном осахаривании крахмала.



Фиг. 1. График газообразования

Из рассмотрения диаграммы мы видим, что собственные сахара муки быстро сбраживаются дрожжами уже в течение первых часов тестоведения, и к моменту расстойки (4-й час) газообразование резко снижается. Но, как известно, газ, образующийся в начале тестоведения, представляет с технологической точки зрения относительно малую ценность, так как значительная часть его теряется при обминке и формовке теста. Напротив, особенно ценным является газообразование к концу процесса, при расстойке теста и в первой фазе выпечки, так как именно оно обусловливает пористость хлеба.

В противоположность тому, что мы имеем при газообразовании, идущем за счет естественных сахаров муки, возникновение газа в муке с нормальной ферментативной активностью идет все время вверх, достигая своего максимума на 4-й час, лишь на 5-й час замечается некоторое ослабление брожения в связи с недостатком сахара. Однако, и в этом случае последнего остается вполне достаточно, чтобы обусловить нормальную окраску корки хлеба.

Таким образом, основная роль в определении газообразующей способности муки принадлежит тому сахару, который возникает при ферментативном распаде крахмала. Им же обусловливается и цвет корки хлеба. В нормальной муке осахаривание крахмала осуществляется благодаря действию β-амилазы. Количество этого фермента в зерне или муке может быть определено по методу Линтнера, основанному на том, что водной вытяжкой из исследуемого материала действуют на крахмальный клейстер или растворимый крахмал и затем определяют то

[1] Это обстоятельство нужно всегда иметь в виду, так как опыт показывает, что значительное количество определенного таким образом сахара (иной раз до 50%) не сбраживается дрожжами, а, следовательно, не является сахарозой.

количество сахара, которое образовалось в результате действия фермента за определенный промежуток времени.

Из сказанного выше можно было бы заключить, что между определенным по Линтнеру количеством β-амилазы и газообразующей способностью должна существовать известная прямая зависимость. Однако, непосредственные определения этого не подтверждают. Количество β-амилазы в различных партиях муки может колебаться в довольно широких пределах, но оно не находится ни в каком соотношении с газообразующей способностью муки. Мало того, как показали исследования Е. Онищенко, даже прибавление к тесту значительных количеств очищенного препарата β-амилазы лишь очень мало повышает количество образующегося в тесте газа.

Это кажущееся противоречие было разъяснено в работах И. Глазунова. Дело в том, что -амилаза может действовать только на поверхность крахмального зерна. Когда мы для наших определений применяем клейстер или растворимый крахмал, поле для действия β-амилазы является чрезвычайно широким, и здесь количество образующегося в течение единицы времени сахара действительно будет пропорционально количеству взятого в работу фермента. Но в тесте, где мы имеем неповрежденные крахмальные зерна, отношения резко изменяются. Здесь количество сахара в основном определяется доступностью крахмала для действия фермента, его атакуемостью ферментом. Чем мельче будут крахмальные зерна, а следовательно, чем больше будет их суммарная, доступная для действия фермента поверхность, тем больше при всех остальных равных условиях будет образовываться сахара. И. Глазунов разделял крахмал пшеничной муки на две фракции: крупный и мелкий крахмал. При действии одного и того же количества фермента на одно и то же весовое количество крахмала образовывалось за определенный промежуток времени (1 час) для крупного крахмала 8.4 мг мальтозы, тогда как для мелкого крахмала при тех же условиях 44.0 мг. Позже прямыми измерениями было показано, что количество образующейся при этом мальтозы строго пропорционально удельной поверхности крахмала. В нормальной муке во всех тех случаях, которые были нами исследованы, количество β-амилазы оказалось вполне достаточным для того, чтобы обеспечить высокую газообразующую способность теста. Поэтому ограничивающим фактором является не количество фермента, а состояние субстрата. Чем мельче будет крахмал, чем выше его удельная поверхность, тем больше сахара будет образовываться в тесте при его замесе и расстойке, тем выше будет газообразующая способность муки.

В хлебопекарной практике для определения активности амилазы, так называемой «диастатической активности», широко применяется метод Рамзай. Этот метод основан на том, что мука смешивается с водой и полученная таким образом болтушка оставляется стоять в термостате в течение одного часа, после чего в ней определяются редуцирующие сахара. Как легко понять из всего предыдущего, при этом методе суммарно учитывается как количество фермента, так и, главным образом, атакуемость субстрата. Поэтому указанный метод дает цифры, довольно правильно ориентирующие производственника. Однако, полученные по этому методу данные не всегда полностью соответствуют газообразующей способности муки. Это зависит, во-первых, от некоторой условности самого метода (одночасовой автолиз, отсутствие контрольного определения и т. д.), и, во-вторых, от того, что метод Рамзай не учитывает сахарозу, которая все же играет известную роль в газообразовании. По данным лаборатории 12-го хлебозавода, коэффициент корреляции между диастатической активностью по Рамзай и газообразующей способностью лежит около 0.5.

Итак, в деле определения газообразующей способности муки очень

существенную роль играет величина находящихся в ней крахмальных зерен. Детальные анатомические исследования проф. В. Александрова показывают, что в эндосперме пшеничного зерна мы находим две категории крахмальных зерен, природа и происхождение которых глубоко различны. В начале молочной зрелости крахмал в эндосперме представлен, главным образом, крупными зернами, образующимися в пластидах. Позднее начинает возникать большое количество весьма мелкозернистого крахмала, который проф. В. Александров называет хондриозомным крахмалом, так как он связывает его образование с хондриозомами распадающегося ядра. Этот крахмал играет весьма существенную роль при наливе зерна. В зависимости от сорта зерна (твердые и мягкие пшеницы, раннеспелые и позднеспелые сорта), а также в зависимости от условий созревания, соотношение между крупным и мелким крахмалом весьма сильно изменяется.

Таким образом, основной фактор, определяющий газообразующую способность муки, заложен уже в самом зерне. Однако, существенное изменение в положении вещей может быть внесено и при помоле. И. Глазунов брал фракцию крупного крахмала и тщательно растирал ее в агатовой ступке. Если до растирания крахмал при часовом воздействии β-амилазы давал 8,4 мг мальтозы, то после растирания при тех же условиях получалось 127 мг этого сахара. Причина указанного явления вполне понятна. При механическом разрушении крахмальных зерен резко увеличивается их удельная поверхность, а, следовательно, возрастает и их атакуемость ферментом. Из сказанного ясно, что при различных условиях помола величина газообразующей способности муки, полученной из одного и того же зерна, может быть далеко не одинаковой.

Какие практические выводы должны сделать из всего сказанного работники поля, мельницы и хлебозавода? Так как газообразующая способность до известной степени определяется сортом и условиями созревания зерна, селекционеры и агрономы должны обратить на эту сторону дела некоторое внимание, чтобы таким путем помочь хлебозаводу в его борьбе за качество хлеба. Однако, с полной определенностью нужно сказать, что не этот момент должен быть решающим в определении пригодности данного сорта зерна и в установлении условий созревания, так как, во-первых, эти свойства зерна могут до известной степени изменяться при помоле, а, во-вторых, что самое главное, хлебозавод располагает достаточно простыми и эффективными средствами для того, чтобы повысить газообразующую способность муки или путем надлежащего составления валок, или путем внесения в тесто сахара, или, наконец, применением заварок. В этом последнем случае в тесто вносится оклейстеренный, а, следовательно, легко доступный для действия β-амилазы крахмал, что резко повышает газообразующую способность теста.

Мукомол так же, как и агроном должен обратить известное внимание на газообразующую способность при подсортировке зерна и при получении муки. Но главное значение здесь все-таки принадлежит хлебопеку. Он должен уметь правильно учитывать газообразующую способность с тем, чтобы надлежащим образом и в надлежащем размере внести исправления в муку. В противном случае он рискует получить дефектный хлеб.

Для того чтобы закончить вопрос о хлебопекарном значении углеводного комплекса, мы должны познакомиться с причинами, определяющими водоудерживающую способность хлеба. При смешивании муки и воды консистенция получаемого теста, его «сухость», определяется водоудерживающей способностью белков, тогда как крахмал играет здесь второстепенную роль. В процессе выпечки положение существенно меняется. Свернувшиеся под влиянием высокой темпера-

туры белки теряют свою гидрофильность и отдают ранее связанную с ними воду крахмалу, гидрофильность которого вследствие клейстеризации резко увеличивается. При нормальном состоянии крахмала он удерживает всю находящуюся в хлебе воду. Поэтому мякиш хорошего хлеба при содержании в нем стандартного количества воды (не более 43%) при органолептическом опробовании на-ощупь не производит ощущения сырости, является «хорошо пропеченным». Но при некоторых условиях (о которых я скажу дальше) даже хлеб, обладающий стандартной или даже несколько пониженной влажностью, иногда представляется на-ощупь сырым и бракуется как непропеченный, хотя фактическое содержание в нем воды не выше, а иной раз даже ниже, чем в нормальном хлебе. Это зависит от того, что в данном случае была нарушена водоудерживающая способность крахмального клейстера.

Причина указанного нарушения гидрофильности крахмала лежит в присутствии в той муке, из которой получен данный хлеб, фермента α-амилазы. α-амилаза энергично разлагает крахмал, причем в первой стадии этого процесса образуются не сахар, а декстрины. При тестоведении и расстойке эти декстрины быстро разлагаются до сахара вследствие действия β-амилазы, которая, как мы видели выше, в нормальной муке всегда находится в значительном количестве. Поэтому в период изготовления теста наличие в муке -амилазы проявляется только в значительном увеличении газообразующей способности и не связано с какими-либо отрицательными, с технологической точки зрения, явлениями. Отношения резко изменяются в первые периоды выпечки. β-амилаза является очень термолабильным ферментом, и поэтому она прекращает свое сахарофицирующее действие вскоре после того, как температура теста достигнет 70°. Наоборот, для α-амилазы эта температура является еще оптимальной, поэтому она энергично разлагает крахмал в течение всего первого периода выпечки. За это время в хлебе, во-первых, накапливается значительное количество декстринов, вследствие чего хлебный мякиш делается комкующимся и липким. Во-вторых, как показали исследования Клинкенберга. α-амилаза разрушает в крахмальной молекуле те связи, которые обусловливают ее гидрофильность. В результате хлебный мякиш получается сырым на-ощупь даже при стандартном содержании воды.

Таким образом, наличие α-амилазы в муке является моментом отрицательным с хлебопекарной точки зрения.. В муке, полученной из нормального зерна, α-амилаза отсутствует. Она содержится или в недозревшем (например, морозобойном) зерне, или образуется при прорастании зерна. Поэтому мука, полученная из такого зерна, обладает пониженными хлебопекарными качествами с указанной точки зрения. Задача агротехники в отношении этого показателя состоит в том, чтобы создать такие условия созревания и сбора урожая, которые бы полностью исключали возможность получения недозрелого или проросшего зерна.

Очень большое значение в деле борьбы с α-амилазой имеет своевременная диагностика, предварительное установление наличия этого фермента в муке. При рациональной постановке это должна сделать еще мельница, снабдив муку, полученную ею из проросшего и морозобойного зерна, специальной маркировкой и паспортом. Но и хлебозавод располагает в настоящее время методами, при помощи которых он может распознавать наличие α-амилазы в муке. Все те партии муки, которые обладают повышенной диастатической активностью по Рамзаю или обнаруживают очень высокую газообразующую способность (выше 1600), должны быть подвергнуты исследованию на содержание α-амилазы. Этот фермент легко может быть обнаружен, если дей-

ствовать вытяжкой из муки на растворимый крахмал или крахмальный клейстер и через определенные промежутки времени осуществлять иодную пробу. Вследствие образования декстринов цвет иодной пробы будет меняться. Количественное определение α-амилазы в муке успешно может быть проведено при помощи модифицированного нами метода Вольгемута.

Наряду с указанными изменениями углеводного комплекса весьма большое значение для качества хлеба имеют и те изменения, которым при замесе, расстойке и выпечке подвергается белковый комплекс муки. Именно от белков муки, в частности от клейковины пшеничной муки, зависит ряд весьма важных свойств теста: газоудерживающая способность, консистенция, расплываемость и т. д. Газоудерживающая способность и расплываемость тесно связаны с механическими свойствами клейковины, ее крепостью, эластичностью и растяжимостью. Консистенция теста связана, главным образом, с водоудерживающей способностью белков, с их гидрофильностью. Вследствие этого, для получения из разных партий муки теста одинаковой консистенции, к ним приходится добавлять далеко не одинаковое во всех случаях количество воды. При изготовлении теста, при его замесе и расстойке указанные выше свойства все время изменяются в течение технологического процесса. Эти изменения можно наблюдать и на отмытой клейковине. Как известно, быстро отмытая на холоду клейковина обычно является довольно упругой, но плохо растяжимой. Она легко рвется («короткая» клейковина). Постепенно при отлежке эти ее механические свойства улучшаются. Клейковина приобретает надлежащую эластичность и растяжимость. Однако, при дальнейшем хранении она становится все более и более растяжимой, теряет свою крепость и эластичность и, в конце концов, совершенно расплывается. Для хлебопечения важно, чтобы указанные процессы протекали с такой скоростью, при которой к моменту посадки теста в печь клейковина достигла бы оптимума в отношении своих механических свойств, но не перешла бы за этот оптимум. Следовательно, для хлебопечения важно не столько количество клейковины и первоначальное ее состояние, сколько та скорость, с которой клейковина будет изменяться в технологическом процессе. Так как эта скорость различна у различных партий муки, мы не сможем оценить хлебопекарные качества муки до тех пор, пока не поймем причин, лежащих в основе процесса изменения механических свойств клейковины.

Описанные изменения свойств клейковины еще очень недавно объясняли исключительно только с коллоидо-химической точки зрения постепенным набуханием белков в воде. Большинство авторов высказывалось в том смысле, что при этом не происходит каких-либо глубоких изменений в белковой молекуле, каких-либо гидролитических процессов. Значит, действие ферментов здесь не при чем. Мнение это было основано, главным образом, на следующем. Обычно в лабораторной практике действие протеолитических ферментов устанавливается путем определения освобождающихся при гидролизе аминных и карбоксильных групп (методы Серенсена, Ван-Слейка, Вильштеттера и др.). Многочисленные попытки установить при помощи указанных методов накопление этих групп в тесте при его изготовлении и расстойке в громадном большинстве случаев давали отрицательные результаты, из чего и делались выводы об отсутствии заметного протеолитического действия даже в те периоды времени, когда механические свойства теста уже подверглись весьма существенным изменениям.

Однако, за последние 10—15 лет наши знания по протеолитическим ферментам значительно расширились и углубились. В настоящее время мы различаем две группы протеолитических ферментов: протеиназы, действующие непосредственно на нативные белки, и полипепти-

дазы, расщепляющие продукты белкового распада (пептоны, полипептиды и т. д.) до конечных продуктов (аминокислот). Действие ферментов, принадлежащих к этой второй группе, очень легко может быть установлено путем определения свободных аминных групп по вышеуказанным методам. С протеиназами дело обстоит несколько сложнее. В начальной стадии гидролиза белков количество освобождающихся аминных и карбоксильных групп может быть совершенно ничтожным, но этого бывает достаточно, чтобы вызвать очень сильные изменения в степени аггрегации белковой частицы. В результате этого при действии указанной группы ферментов мы иногда можем наблюдать уже весьма далеко зашедшее дезаггрегирование белков тогда, когда еще не можем нашими сравнительно грубыми методами установить значительное накопление свободных аминных групп.

В изменении механических свойств клейковины и теста полипептидазы не играют, по всей вероятности, заметной роли, так как их действие сводится к дальнейшему разрушению уже вполне дезаггрегированных, перешедших в водный раствор продуктов белкового распада. Основную роль в хлебопечении могут играть только протеиназы — их первоначальное дезаггрегирующее действие. Но попытки обнаружить это действие путем определения свободных аминных групп заранее должны быть признаны негодными, так как в начале протеолиза освобождается лишь ничтожное количество аминогрупп. Н. Проскуряков и А. Бундель показали, что сила действия протеиназ муки может быть установлена путем определения азота тех веществ, которые при настаивании муки с водой в течение двух часов при 40° С переходят в раствор. Опыты с разнообразными специально для этой цели подобранными партиями товарной муки показали, что количество определенного таким путем «растворимого азота» будет тем выше, чем скорее дезаггрегируется клейковина при отлежке теста.

Однако, более простым и удобным в заводских условиях индикатором, по которому можно судить о скорости протеолитических процессов, является само изменение механических свойств клейковины. Как известно, механические свойства клейковины и теста исследуются уже давно. За границей для этой цели сконструированы даже специальные весьма сложные и дорогостоящие приборы, как например, фаринограф Брабендера или альвеограф Шопена. Но обычно эти исследования направлены лишь на определение первоначальных свойств клейковины и теста, а это как раз, с нашей стoчки зрения, является неправильным. Нас интересуют не только механические свойства сами по себе. Они для нас важны как показатель скорости тех химических изменений, которым подвергаются белки теста. Проф. Л. Ауэрман установил, что можно получить показатели, весьма правильно ориентирующие производственника, и без применения сложных и дорогостоящих приборов даже простым растягиванием вручную жгута клейковины над линейкой, но это испытание клейковины обязательно нужно вести в динамике как показатель тех процессов, которые в клейковине совершаются. Клейковина, отмытая и исследованная вскоре после замеса теста, не может в достаточной степени правильно характеризовать хлебопекарные свойства муки, так как при этом еще не выявляется скорость протеолиза. Требуемая характеристика может быть получена лишь при растяжении клейковины после ее 3-часовой отлежки в воде при температуре в 30° С. За это время в том или ином размере успевают пройти протеолитические процессы, и таким образом, по изменению клейковины, может быть охарактеризована скорость этих процессов.

Проверка этих положений в заводской обстановке полностью их подтвердила. Конечно, если клейковина, отмытая сейчас же после замеса, сразу же обнаруживает большую растяжимость и слабость, то

заранее можно сказать, что хлеб из такой муки будет получен неудовлетворительный. В этом случае протеолитические процессы совершаются с такой большой скоростью, что для первичного разложения клейковины оказывается уже достаточным то время, которое необходимо для замеса и отмывки. Наоборот, если при указанном методе исследования мы получаем удовлетворительные показатели для свежеотмытой клейковины, то это еще ничего нам не говорит о качестве хлеба, так как в этом случае остается неясным, с какой скоростью будут изменяться под влиянием протеаз механические свойства клейковины в процессе тестоведения и расстойки.

Табл. 3 представляет собой выборку из производственного журнала лаборатории Института биохимии на 12-м хлебозаводе. Здесь выписаны все те партии муки, полученные из различных станций отправления, первоначальная растяжимость клейковины которых равнялась 29 см или даже была несколько ниже (см. вертикальный столбец 0 м). Таким образом, здесь собраны те партии муки, которые по первона-

Таблица 3

Первоначальная растяжимость клейковины 29 см

Станции отправления	№ партии	Клейковина				Оценка хлеба
		%	0 м	60 м	180 м	
Саратов	70	39	29	42	59	Сл. удов. (плотн.)
Новая Победа	71	36	29	47	см.	Удов.
Саратов	72	41	29	45	57	»
»	73	41.8	29	43	53	»
»	75	39.5	29	42	58	»
Новая Победа	78	33	29	48	см.	Сл. удов.
Саратов	79	39	29	40	58	Удов.
»	80	42	29	41	64	»
»	81	37.8	29	43	58	»
Днепропетровск	82	35.2	29	40	60	»
Павлоград	94	38	25	44	см.	Неудов. (лип. мяг. темн.)
Ромны	95	37	26	44	см.	То же
Днепропетровск	96	39	29	45	66	Сл. удов. темн. мяг.
»	97	38.2	29	50	64	Удов.
Саратов	115	39.8	29	44	58	Сл. уд. обж. плотн.
Днепропетровск	119	37	29	49	67	Удов. (блед.)
»	123	38.6	28	42	57.5	Сл. удов. (блед.)
Саратов	126	40	28	44	55	Удов.
Кантемировка	196	35	28	69	см.	Неудов.
Краснодар	222	37	28	—	60	Удов.
Днепропетровск	228	39	29	42	62	»
Саратов	231	42	27	43	см.	»
»	232	41	27	41	»	»
Днепропетровск	235	38.2	28	37	50	»
Саратов	12	41	29	47	см.	»
»	20	43	28	42	»	»
Близнецы	33	42	29	45	60	»
»	34	42	24	40	56	Сл. удов. (блед. м. объем.)
Краснодар	36	38.2	27	30	56	То же
Днепропетровск	30	36.8	25	33	52	Удов.

чальному определению клейковины должны быть признаны очень сильными.

Однако, независимо от сходства первоначальных качеств клейковины, у всех приведенных партий муки скорость протеолиза могла

существенно различаться. Так оно и было на самом деле, и мы видим (см. верт. столбец 180 м), что после 180-минутной отлежки растяжимость клейковины получилась совершенно разной для различных партий. В одних случаях клейковина растягивалась сравнительно слабо, в пределах нормы, в других — мы имеем резкое, быстро идущее ослабление клейковины, связанное с растяжением ее свыше метра (на таблице это растяжение обозначено знаком «см.»). В результате этого и характер хлеба, полученного из этих партий муки, оказался весьма различным, в ряде случаев неудовлетворительным, причем для одних партий муки эта неудовлетворительность обусловливалась тем, что процессы протеолиза шли слишком медленно и хлеб получился плотный и обжимистый (например, партии № 70 и 115). В других случаях, наоборот, слишком быстро идущий протеолиз так ослабил клейковину, что к моменту посадки в печь тесто потеряло свою газоудерживающую способность (например, партии № 78, 94, 95, 196 и т. д.).

В параллель к изложенному в табл. 4 приведены некоторые из тех партий муки, которые при первоначальном определении давали растяжимость в 35 см. и выше, т. е. обладали гораздо более слабой клейковиной, чем партии, сведенные в табл. 3. Несмотря на это, указанные партии при 180-минутной отлежке давали вполне приличную растяжимость клейковины, не выходящую за пределы нормы, и хлеб только в одном случае (№ 111) получился здесь слабо удовлетворительным по вине клейковины. Во всех остальных случаях он был или удовлетворительным, или его неудовлетворительность определялась причинами, не зависящими от клейковины (бледный цвет корки или темный цвет мякиша).

Таблица 4

Первоначальная растяжимость 35 см и выше

Станции отправления	№ партии	Клейковина %	0 м	60 м	180 м	Оценка хлеба
Ворошиловск	204	35	35	42	52	Удов.
Краснодар	219	40	38	43	63	»
»	220	41.7	37	39	65	»
»	203	38	37	42	48	»
Саратов	202	38	38	50	70	»
Днепропетровск	200	27	35	43	68	
»	199	29	35	40	59	
»	173	34	35	56	70	
»	160	36	36	53	64	
Краснодар	138	37	35	55	68	Сл. удов. (блед.).
Новая Победа	118	40	35	48	69	Сл. удов. (темн.).
Днепропетровск	113	38	35	44	65	Удов.
Сейма	111	36.3	35	46	67	Сл. удов. (распл.)
Новая Победа	77	28	36	48	69	Сл. удов. (плотн. блед.).

Конечно, приведенные на табл. 4 данные не нужно понимать в том смысле, что мука, обладающая клейковиной с первоначальной растяжимостью в 35 см. и выше, всегда будет в дальнейшем слабо растягиваться. Здесь мы даем только отдельные показательные случаи такого явления, а наряду с этим имеется немало партий муки, где при первоначальном значительном растяжении получалась весьма слабая клейковина и после 180-минутной отлежки. Но все же данные, приведенные в табл. 3 и 4, с достаточной отчетливостью говорят, что перво-

начальная растяжимость клейковины еще очень мало дает для характеристики хлебопекарных свойств муки. Мы имеем немало случаев, когда мука, обладающая клейковиной с первоначальной растяжимостью в 29 см и ниже, оказалась с разбираемой нами точки зрения хуже муки с клейковиной, первоначально растягивающейся до 35 см. и выше. Напротив, та характеристика, которую мы получаем при растягивании клейковины после 3-часовой отлежки, является весьма показательной и правильно ориентирует производственника при определении хлебопекарных свойств муки.

Указанное положение нашло свое полное подтверждение в данных, полученных в производственной лаборатории Института биохимии на 12-м хлебозаводе. В нижеприводимой табл. 5, составленной на основании исследования всех тех партий муки урожая 1937 г., которые прошли через хлебозавод, сопоставлена растяжимость клейковины за разные сроки отлежки с качеством получаемого хлеба.

Таблица 5

Растяжимость клейковины и качество хлеба

Растяжимость клейковины	Удов.	Слабо удов.	Неудов.
	в %		
До 70 см — 3 часа	75	20	5
Свыше 70 см — 3 часа . .	44	36	20
» 70 » — 1 час . . .	7	26	67
» 70 » — 0 мин. . .	—	—	100

Из рассмотрения табл. 5 мы видим, что в тех случаях, когда растяжимость клейковины сейчас же после ее получения превышает 70 см., хлеб всегда получается неудовлетворительный. Но из всего, сказанного выше, следует, что более низкая растяжимость еще не может характеризовать собой хорошие качества муки. Лишь в том случае, когда после 3-часовой отлежки растяжимость клейковины не превышает 70 см., мы можем говорить о достаточно крепкой клейковине и о том, что скорость протеолитических процессов укладывается в норму, а следовательно, можем до известной степени гарантировать высокие качества муки с точки зрения ее газоудерживающей способности.

Действительно, приведенные в табл. 5 данные показывают, что мука с растяжимостью клейковины до 70 см. при 3-часовой отлежке в 75% случаев давала хлеб удовлетворительного качества. 5% неудовлетворительного хлеба было обусловлено тем, что в этих случаях протеолиз шел слишком слабо, и клейковина даже после 3-часовой отлежки получалась слишком крепкой. Такие случаи имеют место с мукой, смолотой из твердых пшениц, когда образующийся в тесте газ не может надлежащим образом разрыхлить слишком крепкую клейковину. 20% слабоудовлетворительного хлеба, как показывают данные заводского журнала, обусловлены здесь причинами, не зависящими от клейковины (главным образом, слабой газообразующей способностью или потемнением мякиша).

Исходя из всего сказанного, мы приходим к тому положению, что клейковина, отмытая по стандартному методу, т. е. через полчаса после замеса теста, не может в достаточной степени характеризовать хлебопекарные свойства муки, так как при этом не выявляется скорость

протеолиза. Требуемая характеристика может быть получена лишь на клейковине после ее 3-часовой отлежки. В связи с этим мы считаем, что соответствующий ОСТ на муку должен быть коренным образом пересмотрен на основании изложенных выше принципов определения свойств клейковины.

Приведенные в таблицах данные растяжимости клейковины получены лабораторией Института биохимии на 12-м хлебозаводе при помощи простого растяжения клейковины вручную над линейкой. Мы видим, что этот сравнительно грубый и несколько субъективный метод может правильно ориентировать производственника в его оценке муки в том случае, когда при определении учитываются не только первоначальные свойства клейковины, но и те ее изменения, которые происходят в результате протеолиза. При составлении рецептуры валок нашей лабораторией этот показатель всегда принимался во внимание, и валка составлялась так, чтобы растяжимость клейковины мучной смеси не превышала 70 см после 3-часовой отлежки. Полученные при этом результаты выпечек вполне оправдали выдвинутый нами принцип определения свойств клейковины.

Конечно, можно и должно еще работать над созданием более объективных и точных методов определения самой растяжимости клейковины. В частности, в ряде наших опытов (как в Институте, так и в производственной лаборатории на 12-м хлебозаводе) мы заменяли метод растяжения клейковины вручную методом Кранца, где растяжение производится при помощи гирьки определенного веса. При этом получались хорошие результаты, вполне аналогичные тем, которые мы имели и при определении вручную. За последнее время проф. Л. Ауэрманом сконструированы новые приборы, позволяющие более или менее объективно определять механические свойства клейковины, в частности ее эластичность. Но главное, что нужно иметь в виду при всех этих определениях, это создание таких условий отлежки клейковины, при которых мог бы выявиться свойственный данной муке протеолиз.

Очень важным свойством теста является его водоудерживающая способность, которая, главным образом, зависит от состояния белков теста. В связи с этой способностью консистенция теста, полученного из различных партий муки будет различна, даже если мы для замеса всегда будем исходить из постоянного соотношения между мукой и водой. Но, что самое главное, консистенция одного и того же теста все время изменяется в процессе его отлежки. Это зависит от того, что белки муки подвергаются протеолизу, в связи с чем коренным образом меняется их водоудерживающая способность. Но так как в различных партиях муки протеолиз идет с разной скоростью, то и изменение консистенции теста тоже будет не одинаково. Поэтому без учета протеолиза на основании только первоначального состояния теста мы далеко не всегда можем точно предсказать, какова будет его консистенция во время расстойки.

Сказанное хорошо может быть проиллюстрировано данными, заимствованными нами из работы проф. Л. Ауэрмана (табл. 6). Эти данные получены при работе с консистометром «ЦНИЛКИП». Консистенция теста здесь определяется по скорости погружения металлического цилиндра в тесто. Чем больше успел погрузиться цилиндр в течение одной минуты, тем ниже консистенция теста. Соотношение между мукой и водой, взятыми для изготовления теста, было везде одинаковым (70% воды для муки со стандартной влажностью 14%). Но тесто замешивалось из различных партий муки и выдерживалось в термостате при 30° в течение различного времени. На табл. 6 сопоставлены следующие партии муки: № 114 — сильная мука, № 100 — мука средняя по силе, № 89 — слабая мука, № 94 — чрезвычайно слабая мука.

Таблица 6

Изменение консистенции теста из муки различной силы

Время отлежки с начала замеса	Консистенция теста из муки			
	№ 114	№ 100	№ 89	№ 94
10 мин.	121	128.5	142	148
60 »	157	177.5	215	276
120 »	175	—	—	339
180 »	196	211	319.5	382

Из рассмотрения таблицы видно, что даже у двух крайних представителей, у сильной и чрезвычайно слабой муки, консистенция теста через 10 минут после замеса отличается на сравнительно небольшую величину, всего на 27 единиц погружения. Но в процессе отлежки теста эта разница быстро нарастает и к 3 часам достигает величины в 186 единиц. Таким образом, как и в случае растяжения клейковины, консистенция теста определяется не только его первоначальным состоянием, а, главным образом, той скоростью, с которой протекает протеолиз в тесте, изготовленном из данной муки.

Применение консистометрии на 12-м хлебозаводе позволило лаборатории Ин-та биохимии установить определенные нормы для муки 72% выхода по этому показателю. Табл. 7 составлена на основании данных, полученных при анализе всех партий муки 72% из зерна урожая 1937 г., которые проходили через 12-й хлебозавод.

Таблица 7

Консистометрия и качество хлеба

Глубина погружения	Удовлетворит.	Слабо удовл.	Не удов-
	в %		
До 250 единиц	80	13	7
Свыше 250 единиц	—	24	76

Мы видим, что осуществленные в производственных условиях пробные выпечки из тех партий муки, консистометрические показатели для которых превышали 250 единиц (после 3-часовой отлежки теста), всегда давали хлеб неудовлетворительного качества. Напротив, те партии муки, которые соответствовали данной норме, в 80% давали удовлетворительный хлеб. При этом нужно еще принять во внимание, что некоторый процент неудовлетворительного хлеба получается здесь вне зависимости от разбираемых свойств теста и определяется, главным образом, низкой газообразующей способностью муки.

С изменением консистенции теста тесно связана его расплываемость при расстойке. В случае резкого изменения консистенции уже сформированное для выпечки батона или подового хлеба тесто при расстойке сильно расплывается, в результате чего резко снижается отношение высоты к площади основания хлеба, хлеб получается плоский, неудовлетворительного качества. Проф. Л. Ауэрман показал, что можно непосредственно учитывать расплываемость теста, помещая шарик этого последнего во влажную атмосферу при 30° С и измеряя его диаметр через определенные промежутки времени в течение 3 часов.

Проф. Л. Ауэрман параллельно исследовал изменения консистенции и расплываемость шарика теста на большом количестве (около 100) партий муки, которые весьма сильно отличались между собой как по характеру клейковины, так и по хлебопекарным свойствам. Он показал, что между определенной через 3 часа консистенцией теста и диаметром шарика, измеренным через то же время, существует такая тесная связь, что коэффициент корреляции между этими величинами выражается цифрой 0,94. Таким образом, приведенные два показателя в заводской практике могут успешно заменять друг друга, и в том случае, когда на заводе нет консистометра, можно определять качество муки на основании расплываемости шарика.

В лаборатории Института биохимии на 12-м хлебозаводе метод расплываемости шарика был широко применен параллельно с консистометрией. Хотя здесь и получился менее высокий коэффициент корреляции между указанными показателями, чем это имело место у проф. Л. Ауэрмана (что, повидимому, обусловлено отчасти меньшей точностью определения в заводской лаборатории и тем, что Л. Ауэрман располагал набором партий муки с более широким диапазоном свойств), тем не менее и в заводских условиях эта связь оказалась в достаточной степени тесной. Вместе с тем, измерение диаметра шарика теста после его 3-часовой отлежки вполне может характеризовать качество муки с разбираемой нами точки зрения. На табл. 8 приведены данные, полученные в лаборатории 12-го хлебозавода для муки 72% выхода урожая 1937 г. Для муки указанного выхода нами была установлена норма расплываемости 50-граммового шарика в 67 мм.

Таблица 8

Расплываемость шарика теста (50 г)

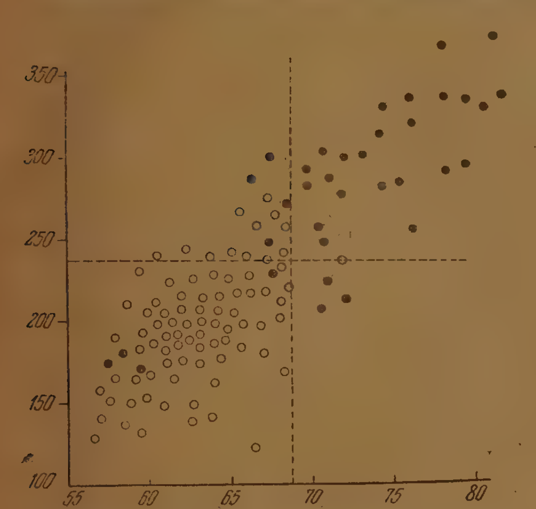
Нормы	Удовлетворит.	Слабо удовл.	Не удовл.
	в %		
До 67 мм.	71	20	9
Свыше 67 мм.	11	36	53

Приведенные в табл. 8 данные показывают, что мука, соответствующая этой норме, в 71% случаев давала удовлетворительный хлеб; при этом еще нужно иметь в виду, что часть партий муки, удовлетворительных с точки зрения данной нормы, давала плохой хлеб по причинам, зависящим или от газообразующей способности, или в связи с потемнением мякиша.

Для наглядности мы приводим диаграмму (фиг. 2), характеризующую соотношение между консистометрией, расплываемостью шарика и качеством получаемого хлеба.

На диаграмме мука, давшая неудовлетворительный хлеб по вине белкового комплекса, изображена черными кружками, а удовлетворительная с указанной точки зрения мука — белыми кружками. Мы видим, что если показатели консистометрии и расплываемости лежат в пределах нормы, хлеб почти всегда получается удовлетворительный. Исключение составляют только три партии муки, отмеченные черными кружками в левой нижней части диаграммы. Все эти три партии являются мукой, смолотой из твердых пшениц. При выпечке они дали слишком обжимистый хлеб вследствие того, что процессы протеолиза здесь шли исключительно замедленными темпами. Выражаясь «хлебопекарным» языком, мы здесь имеем дело уже с слишком сильной мукой.

Разобранные нами показатели всегда учитывались (наравне с растяжимостью клейковины) при составлении валок и служили исходными моментами для характеристики белкового и протеолитического комплекса муки. Каждая партия муки, поступающая на завод, характеризовалась в отношении ее углеводного комплекса газообразующей способностью и в отношении белкового комплекса растяжимостью клейковины, расплываемостью шарика и консистометрией. Исходя из этих показателей, наша лаборатория давала заводу рецептуру валок, смешивая отдельные партии муки с тем расчетом, чтобы показатели смеси соответствовали установленным нами нормам. Практика 12-го хлебозавода в истекшем году вполне подтвердила рациональность такого метода составления валок.



Фиг. 2. Качество хлеба в зависимости от консистенции и расплываемости теста. По горизонтали: расплываемость шарика теста, в мм; по вертикали — единицы консистометра

Итак, описанные методы характеристики муки (растяжимость клейковины, расплываемость шарика теста и консистометрия) являются достаточно показательными и вполне приемлемыми для хлебопекарной практики. Но не нужно забывать, что они (точно так же, как и газообразующая способность) отражают собою целую сумму явлений. И здесь, как и в случае углеводного комплекса, для понимания сущности явления необходим более глубокий анализ причин, лежащих в основе изменения белков муки.

Как мы уже отмечали выше, изменение белкового комплекса и связанное с ним изменение механических свойств теста при его изготовлении и расстойке зависят прежде всего от протеолиза. Но наши исследования убеждают нас в том, что здесь, как и в случае осахаривания крахмала, скорость процесса зависит от двух причин: от активности содержащихся в муке ферментов (протеиназ) и от атакуемости субстрата (белков). Поэтому, например, быстрое нарастание растяжимости клейковины для одной муки может быть обусловлено избыточной активностью протеолитических ферментов, а для другой — легкой атакуемостью белков. Как мы увидим ниже, практический подход к той и другой муке должен быть совершенно различным, несмотря на то, что растяжимость клейковины у них была одинаковая.

Как это известно из общей энзимологической литературы, протеиназы действуют на натуральные белки только тогда, когда указанные ферменты активируются восстановленным глютатионом, цистеином или другими аналогичными соединениями, содержащими в своей молекуле восстановленные сульфгидрильные группы. Точно так же и активность протеиназ муки должна повышаться с увеличением содержания в муке активаторов типа глютатиона или цистеина. Н. Проскуряков и А. Бундель, с одной стороны, и проф. Л. Ауэрман, с другой стороны, путем прямого добавления к тесту цистеина показали, что это действительно так. С увеличением вносимых в тесто доз этого активатора растет и скорость протеолиза, которую Н. Проскуряков и

А. Бундель устанавливали по нарастанию растворимого азота, а проф. Л. Ауэрман по изменению физических свойств клейковины и теста. В полном соответствии с исследованиями Иоргенсена удалось показать и обратное явление. Если при помощи бромата или перекиси водорода окислять указанные выше соединения и, таким образом, снимать их активирующее действие, то параллельно с этим будет уменьшаться и скорость протеолиза.

Далее Н. Проскуряков, определив содержание соединений типа глютатиона в различных сортах зерна и муки, установил, что это содержание может колебаться в довольно широких пределах, причем пшеницы различного генетического происхождения могут сильно отличаться по этому признаку. Вместе с тем им же было показано, что на содержание веществ типа глютатиона большое влияние оказывает состояние зерна. В частности при прорастании зерно обогащается глютатионом. Наконец, нужно отметить и установленную Н. Проскуряковым неравномерность распределения глютатиона в зерне. Зародыш зерна является особенно богатым этим веществом, и добавление вытяжек из зародыша к нормальной муке вызывает в тесте те же изменения, что и добавление к ней раствора цистеина.

Если приготовить водные вытяжки из различных партий муки и действовать ими на какой-либо белок, например, на эдестин, то уже очень скоро можно обнаружить распад этого белка под влиянием протеиназ муки. Количественные определения образующихся при этом в течение 4 часов при 40° С азотистых веществ, не осаждающихся трихлоруксусной кислотой, показывают, что скорость протеолиза будет всегда значительнее при применении вытяжек из тех партий муки, которые содержали наибольшее количество активаторов типа глютатиона (подредуцирующих веществ). Таким образом, активность протеиназ, определенная на основании их действия на один и тот же субстрат, у различных партий муки будет тем выше, чем выше в них содержание веществ типа глютатиона. С другой стороны, как мы уже говорили, искусственное повышение или понижение содержания этих веществ в одной и той же муке вызывает соответствующие изменения в протеолизе клейковины, в изменении скорости ее растяжимости и расплываемости теста. Казалось бы, что и для различных партий муки изменения механических свойств клейковины и теста должны были бы итти параллельно с активностью протеиназ муки. Таким образом, та мука, которая содержит наиболее активные протеиназы, должна обнаруживать и более быстро идущий протеолиз, а, следовательно, и связанную с ним высокую растяжимость клейковины. Однако, на практике такой параллелизм наблюдается далеко не всегда, и мы нередко встречаемся с такими партиями муки, где содержание активаторов типа глютатиона и связанная с этим активность протеиназ являются повышенными, а растяжимость клейковины и расплываемость шарика вполне укладываются в норму. И, наоборот, можно иметь муку с относительно невысокой активностью протеиназ, но обнаруживающую значительное растяжение клейковины после ее 3-часовой отлежки.

Причина указанного противоречия лежит в различной податливости, в различной атакуемости белков протеиназами. Для определения активности протеиназ мы действовали вытяжками с различным содержанием фермента на один и тот же субстрат. Для определения атакуемости нужно одним и тем же количеством фермента подействовать на клейковину различных партий муки. При этом нужно взять фермент в таком количестве и такой активности, чтобы он во много раз превышал действие тех собственных ферментов, которые всегда присутствуют в отмытой клейковине. Мы для этих определений применяли раствор папаина. При этом можно было установить, что клейковина,

полученная из различных партий муки, подвергается протеолизу папаином с далеко не одинаковой скоростью и что именно в зависимости от атакуемости белков может повышаться или понижаться растяжимость клейковины и расплываемость шарика теста.

Табл. 9 иллюстрирует изложенное нами выше положение. В ней сведены те данные, которые были получены Н. Проскуряковым и А. Бундель при исследовании 8 партий муки, смолотой из образцов чистосортного зерна различного происхождения. В частности под № 14 мы имеем здесь муку, полученную из пшеницы Заря,— сорт, для которого очень характерным является весьма слабая клейковина. Образцы № 205 и 9 получены из твердых пшениц и должны, следовательно, обладать очень «сильной» клейковиной.

Таблица 9

Характеристика белково-протеиназного комплекса селекционных образцов пшеницы

№ образцов	Иодредуцир. вещества в мл 1/1000 n KIO_3	Расщепление эдестина в % от общего N	Атакуемость белка папаином	Тесто	
				расплыв. шарика	растяж. клейковины
8	0.28	4.11	6.22	54	42
3	0.36	4.39	5.50	65	53
17	0.39	4.86	6.68	56	53
21	0.39	5.72	5.46	69	85
14	0.52	5.83	6.77	72	99
20	0.59	6.61	3.56	51	56
205	0.70	7.14	2.89	56	66
9	0.63	8.14	3.27	49	35

Из рассмотрения таблицы видно, что содержание иодредуцирующих веществ (активаторов) и активность протеиназ, определенная по действию водной вытяжки на эдестин, идут почти параллельно, но вовсе не соответствуют расплываемости шарика теста и растяжимости клейковины. По активности протеиназ на первое место должны быть поставлены образцы № 9, 205 и 20, но они как раз дают сравнительно небольшую расплываемость теста и растяжимость клейковины (как это и нужно было ожидать при работе с твердыми пшеницами). Наибольшая расплываемость и растяжимость установлена для образцов № 14 (Заря) и № 21. Здесь эти показатели далеко выходят за пределы установленной нами нормы. Но, как мы видим, здесь активность протеиназ не так уж высока. Объяснение этому можно найти в атакуемости белка папаином. Для образцов № 9, 205 и 20 эта атакуемость чрезвычайно низка, и поэтому даже при наличии весьма активных протеиназ здесь протеолиз идет замедленным темпом. Наоборот, образец № 14 дает рекордно высокую атакуемость, и при наличии довольно активных протеиназ мы имеем здесь быстрое расплывание теста и сильную растяжимость клейковины. То же самое, хотя и в меньшей степени, можно сказать и об образце № 21. Образцы № 8, 3 и 17, хотя и обладают несколько повышенной атакуемостью, но в них сравнительно снижена активность протеиназ, и поэтому они вполне укладываются в норму по расплываемости и растяжимости.

Изложенные положения должны быть особенно серьезно продуманы и приняты во внимание для своей практической работы селекционерами. Если пониженная газообразующая способность зерна легко может быть исправляема на хлебозаводе, то с белковым комплексом в этом отношении дело обстоит значительно хуже. Поэтому при оценке хлебопекарных свойств зерна, предназначаемого для массового посева,

внимание должно быть заострено на белковом и протеиназном комплексе зерна. Можно, конечно, суммарно характеризовать этот комплекс по изменению растяжимости клейковины в процессе отлежки или по расплываемости шарика теста, приготовленного из муки определенного выхода. Но все же такое недифференцированное определение не является достаточным. Мы должны по-разному относиться к тому зерну, где скорость протеолитических процессов повышена вследствие повышенной активности протеиназ, и к тому зерну, где эта скорость основана на более высокой атакуемости белков.

Мука, полученная из первого зерна, может быть до известной степени легко исправлена путем применения бромата и других аналогичных окислителей. При этом происходит окисление активаторов типа глютатиона, в связи с чем соответственно понижается активность протеиназ. Аналогичное явление происходит и при хранении муки, когда активаторы подвергаются окислению кислородом воздуха. В результате этого такая мука будет проявлять значительное улучшение своих хлебопекарных свойств при хранении.

Иначе дело обстоит с мукой, смолотой из зерна второй категории. Здесь уже не помогут ни улучшители типа бромата, ни хранение муки. Присущая данному зерну высокая атакуемость белков в полной мере проявит себя на хлебозаводе и весьма сильно осложнит борьбу хлебопека за качество хлеба. Поэтому селекционер должен притти на помощь хлебозаводу и дать для массового посева такие сорта пшениц, где атакуемость белков не превышала бы известной нормы. Для дальнейшей борьбы за качество хлеба необходимо, чтобы на селекционных станциях и опытных пунктах были испытаны наши показатели хлебопекарного качества зерна и установлены нормы атакуемости белков, на которые можно было бы в дальнейшем равняться при селекционной работе [1].

На основании пока еще предварительных исследований можно предполагать, что атакуемость белков пшеничного зерна существенно зависит от степени его зрелости. В технически незрелом зерне, повидимому, еще не закончилось формирование белков, входящих в состав клейковины, и поэтому белки из такого зерна являются особенно легко доступными для гидролизующего действия ферментов. Произведенные проф. А. Смирновым в Институте биохимии исследования показывают, что зерно, убранное в период восковой зрелости, дает муку с повышенной растяжимостью клейковины и расплываемостью теста. В связи с этим хлеб, полученный из такой муки, является не совсем удовлетворительным. Искусственная сушка зерна в специальной сушилке существенно улучшает его хлебопекарные свойства. Вместе с тем прямыми определениями здесь можно показать уменьшение скорости протеолиза клейковины (ее растяжимости и расплываемости теста). Эти опыты открывают широкие перспективы для работы агронома над улучшением качества хлебопекарных свойств зерна. В особенности важно их иметь в виду при комбайновой уборке зерна, так как в этом случае исключается стадия его дозревания в снопах, что может неблагоприятно сказаться на технической зрелости зерна.

Нужно далее отметить, что согласно нашим предварительным опытам и то резкое понижение хлебопекарных качеств зерна, которое связано с укусом его клопом-черепашкой, зависит также от повышенной атакуемости белков такого зерна. Активность содержащихся в нем протеиназ лишь несущественно отклоняется от нормы, но зато атакуемость белков повышена в несколько раз по сравнению со здоровым

[1] Кроме того, нужно принять во внимание, что мука, смолотая из одного и того же зерна, но на разных мельницах, может иметь различное количество активаторов в связи с тем, много или мало попало в муку частиц с повышенным содержанием этих веществ.

зерном. Вследствие этого чрезвычайно увеличена скорость протеолиза белков в тесте, приготовленном из пораженной муки.

Исключительно важным звеном в цепи мероприятий по улучшению качества хлеба является подсортировка зерна на мельницах. Это мероприятие может принести особенно большую пользу, если оно будет проводиться сознательно с учетом всех тех факторов, которые лежат в основе хлебопекарных качеств зерна. Особое внимание здесь должно быть обращено на белково-протеиназный комплекс, и именно на атакуемость белков, так как путем правильного смешивания отдельных партий зерна перед помолом можно достигнуть известного исправления качества клейковины муки. Применение для этой работы описанных выше методов и показателей качества окажет существенную помощь в деле рационализации подсортировки зерна на мельницах.

В заключение нужно указать, что для исчерпывающей характеристики свойств муки необходимо иметь в виду еще одно обстоятельство. Обычно мы определяем цвет муки по методу Пекара путем сравнения ее со специальным стандартом. Но в некоторых случаях можно наблюдать существенное потемнение теста в самом процессе его изготовления. При этом цвет хлебного мякиша будет более темным, чем этого можно было бы ожидать на основании предварительного определения цвета муки. Описанное явление зависит от того, что содержащийся в муке тирозин при замесе теста окисляется кислородом воздуха вследствие действия фермента тирозиназы. Однако, исследования проф. А. Островского, произведенные с макаронной мукой, показывают, что главное значение в этом явлении нужно придавать не тирозиназе (которая в большинстве образцов муки находится в избытке), а полипептидазам, в результате действия которых на продукты белкового распада в муке образуется избыточное количество свободного тирозина. В отношении процессов, происходящих при изготовлении хлеба, эти положения нуждаются еще в дальнейшем исследовании, которое сейчас нами и осуществляется.

Подводя итоги всему сказанному, мы можем притти к следующим выводам: 1) основные причины, определяющие хлебопекарные качества зерна и муки, могут считаться в настоящее время в значительной степени выясненными; 2) сейчас мы располагаем уже методами, показателями и нормами, на основании которых могут быть установлены хлебопекарные качества зерна и муки; 3) на этой основе должна вестись дальнейшая согласованная борьба работников поля, мельницы и хлебозавода за улучшение качества хлеба.

Институт биохимии
Академия Наук СССР

Поступило
10. II. 1939.

A. J. OPARIN. BIOCHEMICAL INDICES OF THE BAKING QUALITY OF GRAIN AND FLOUR

SUMMARY

1. The baking quality of flour is inherent in the grain from which the given flour is obtained. It is determined both by the variety of grain and by the external conditions under which it has ripened.

2. The baking quality of flour depends not only on its initial chemical composition but also on the rapidity with which the substances in the flour change during the technological process. For the baking process to be properly consummated it is necessary that the chemical

changes in the dough during mixing, fermentation, and beginning of baking should take place at a definite rate. Otherwise, even when technological procedure is normal, the bread will be poor and the baking quality of the flour must be ranked as low.

3. The rate at which the chemical processes take place in the dough during mixing, fermentation, and beginning of baking depends, at first, on the amount and activity of the ferments contained in the flour and, secondly, on how susceptible the substances in the flour are to fermentative action (susceptibility of the substrate).

4. On the carbohydrate complex of the flour and its fermentative changes during mixing, fermentation, and baking depend the following baking qualities: (1) gassing power of the dough; (2) water-binding capacity of the bread; (3) color of the crust.

5. The amount of gas produced in the dough as a result of fermentation depends not only on the quantity and quality of the yeast but also on the amount of sugar in the dough capable of fermentation. This amount comprises both those sugars already existing in the flour (including saccharose) and the maltose formed as a result of the fermentative saccharification of starch during mixing and fermentation. In most cases the pre-formed sugars are entirely used up during the first stages of the technological process, and the production of gas in the dough at the most responsible moment of its rising depends almost entirely on the sugar formed as a result of the fermentative disintegration of the starch.

6. In normal flour this disintegration is brought about by the action of beta-amylase. Since this enzyme decomposes the starch grain only from its surface, its saccharifying action, other factors being equal, will be greater, the smaller the starch grains and the greater their total relative surface. Ordinarily in flour there is a very considerable amount of active beta-amylase. Consequently, the rate of saccharification depends chiefly on the susceptibility of the substrate, the relative surface of the starch grains. This property is determined, for the most part, by the variety of grain and by the conditions under which it has ripened, but it may also vary considerably depending on the character of the milling.

7. The normal brown color of the crust of white bread depends on the amount of sugar contained in the dough at the moment it is placed in the oven and formed during the fermentative disintegration of the starch during the initial period of baking. If the fermentative saccharification of the starch in the dough proceeds slowly, all the sugar in the flour will be used up by the time the dough is placed in the oven. The bread in such case will be abnormally pale. Hence, the color of the crust, as well as the gassing power of the dough, is determined, first of all, by the rate of fermentative saccharification of the starch.

8. This rate, to a certain extent, may be determined by the Rumsey method. However, in practical work more exact data may be obtained by means of direct methods of determining the gessing power of the flour. (For a description of such methods see A. I. Ostrovsky in «Papers on the Biochemistry of Bread-Baking».)

9. Flour obtained from germinated or frost-bitten grain contains not only beta-amylase but also alpha-amylase. The presence of this enzyme increases greatly the gassing power of the dough, but due to its high heat-resistance alpha-amylase intensely disintegrates starch even during the initial stages of baking. As a result, a large amount of dextrins accumulates in the bread, and at the same time the water-binding capacity of the starch paste of the bread is lowered, since the alpha-amylase acts precisely on the hydrophilous connections of the starch. All this results in the crumb of the bread, even when not

containing more than the standard percentage of water, feeling damp to the touch and readily forming lumps. Hence, the presence of alpha-amylase is detrimental from the point of view of bread-baking.

10. For a preliminary determination of the amount of alpha-amylase in flour there may be successfully used Wohlgemuth's method as modified by us.

11. On the protein complex of flour and its fermentative changes during the course of mixing and fermentation depends the water-binding and gas-retaining capacity of the dough. Hence, the protein complex determines both the behaviour of the dough (its mobility) and the quality of the bread (its volume, porosity, crumb structure).

12. The gluten of wheat dough during the course of the technological process gradually changes its physical properties. At first it is «short» and easily tears, but during the initial period of the process it becomes more cohesive and elastic. Hence, during this period its physical properties improve, but later, after the dough has stood longer, they begin to deteriorate. The gluten declines in strength; it becomes more readily extensible and loses its elasticity. In baking bread it is important that at the moment the dough is placed in the oven the gluten should have attained its optimum as regards its physical properties, but should not have exceeded this optimum. Hence, in bread-baking the rate at which changes occur in the physical properties of the gluten is of exceptional importance.

13. Changes in the physical properties of the gluten depend chiefly on the proteolytic process taking place in the dough. The rate of this process is determined, at first, by the activity of proteases in the flour and, secondly, by the susceptibility of the proteins in the gluten.

14. From what has been said it follows that gluten washed from the dough according to the standard method (*i. e.*, half an hour after mixing the dough) cannot give an accurate characterization of the baking quality of the flour, since the rate of proteolysis is not brought out. Such a characterization may be obtained only from gluten washed from dough after it has set at least three hours. For this either Auerman's or Kranz's method may be used. To determine the mobility of the dough Auerman's method of testing small balls of dough or the use of a «consistometer» gives good results.

15. The above-indicated methods of characterizing flour are quite satisfactory and fully suitable for use in practical bread-baking, but it should be kept in mind that they reflect a whole complex of phenomena. Thus, a rapid increase in extensibility of the gluten may be due in one flour to excess activity of proteolytic ferments and in another flour to the susceptibility of the proteins.

16. The activity of proteases is determined by the content in the flour of activators of the type of glutathione or cysteine. The amount of these substances depends upon the variety of grain and the conditions under which it has grown, but it may also vary depending on the technique of milling, since the grain embryo is particularly rich in glutathione. The amount of activators in flour may be determined by a method elaborated by the Institute of Biochemistry (of the Academy of Sciences of the U.S.S.R.). Excess activity of proteases in the dough may be decreased by adding bromates or other substances capable of converting the sulfhydryl compounds into oxydized form.

17. The susceptibility of the gluten proteins depends on the variety of grain and the conditions under which it has ripened (on the stage of ripeness of the grain). It may be measured by the direct action on protein glutens of activated ferment preparations. Especial attention should be given to this in breeding wheat.

18. Darkening of the dough during mixing and crumb color often

depends on the oxydation of tyrosin by atmospheric oxygen which is effected by the aid of the ferment tyrosinase. However, experiments made with macaroni flour have shown that the greatest significance in this phenomenon must be ascribed not to tyrosinase (which is found in abundance in most samples of flour), but to polypeptidases, as a result of whose activity free tyrosin is formed in the flour. With respect to their application to bread-making these findings need further investigation.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Série biologique Серия биологическая

А. Л. КУРСАНОВ

БИОХИМИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ЧАЙНОГО ПРОИЗВОДСТВА

(*Представлено академиком* **А. Н. Бахом**)

Быстрое развитие собственной чайной промышленности в СССР ставит перед работниками чайного производства много новых проблем, планомерное и успешное разрешение которых требует, в первую очередь, ясного понимания значения отдельных технологических приемов, с точки зрения тех изменений чайного материала, которые определяют на данном этапе переработки качество получаемого продукта. Иными словами, технолог должен ясно представлять себе, каких превращений он должен добиваться от чая на каждой стадии переработки.

До последнего времени критерием для оценки хода переработки служили и еще продолжают служить внешние признаки чайного материала, определяемые опытными технологами чисто субъективными приемами. Так, например, определение конца завяливания производят на-ощупь, для чего руководствуются «тягучестью» листочков, способностью материала при сжимании слипаться в комки, хрупкостью стебельков, похрустыванием горсти чайных листьев при их крепком сдавливании и т. д. Готовность чая при скручивании определяется главным образом по внешнему виду листочков и по относительному выходу мелких отсевов при сортировке материала после каждого скручивания. Попутно принимают во внимание и липкость скрученных листьев, что служит признаком хорошего чая. Конец ферментации определяется по окраске материала и по его аромату. Более опытные работники придают преимущественное значение второму показателю; однако, ввиду особой степени субъективности этого признака, правильное использование его доступно далеко не всем технологам, вследствие чего многие базируются главным образом на окраске ферментирующегося чая, добиваясь медно-красного оттенка. Наконец, во многих случаях поступают еще проще, руководствуясь лишь временем, истекшим с начала ферментации. Этот последний показатель, являясь, несомненно, более объективным, чем все остальные, приводит однако к полному обезличиванию отдельных партий чая, каждая из которых требует обыкновенно несколько отличных условий переработки. Наконец, сушка чая также оценивается на-ощупь, для чего после первой сушки главное внимание обращают на оставшуюся еще гибкость у чаинок и их цвет, а после второй — на хрупкость материала.

Хотя опытные работники производства и достигают во всех этих приемах большого умения и сравнительной точности определений, знания их остаются искусством, трудно передаваемым другим, вследствие высокой субъективности самых методов оценки. Кроме того, даже в весьма опытных руках все эти признаки остаются лишь косвенными показателями, так как они не могут отразить тех внутренних химических превращений веществ, которыми, в сущности, и определяется успешность переработки чая.

В заключение полученный полуфабрикат, а позднее и фабрикат подвергаются титестерскому опробованию, в результате чего, на основе вкусовых ощущений, дается окончательная оценка производства.

Благодаря своей простоте, а равно вследствие прямого отражения интересов потребителя, метод дегустационной оценки имеет большое значение. Однако и здесь господствует высокая степень субъективизма, которая во многих случаях делает спорными показания отдельных специалистов. Кроме того, дегустация готового продукта не может установить, в силу каких ошибок, допущенных во время производства, возникли те или иные отрицательные свойства чая. Поэтому титестерское опробование способно лишь до некоторой степени суммарно отразить работу фабрики, но отнюдь не может служить для исправления работы отдельных агрегатов. Следует, наконец, отметить, что качество готовой продукции определяется не только ходом переработки, но и качеством исходного материала (зеленого листа), оценка которого еще более субъективна, чем все остальное.

Все это делает совершенно очевидным, что производство чая нуждается в более твердых объективных показателях, на которые работник фабрики мог бы ориентировать технологический процесс.

Разрешение этой задачи связано, однако, с необходимостью ясного понимания сущности тех изменений, которым подвергается чайный лист во время переработки, а следовательно с необходимостью детального изучения биохимических процессов, которыми сопровождается переработка чая и которые определяют качество получаемого продукта.

Некоторое представление о превращениях отдельных веществ в чае во время его переработки давали уже довольно старые работы P. Van Romburg и C. Lohmann (1895 г.); A. Nanninga (1900); H. Mann (1901—1904) и др. (см. Г. Невиль, 1938). Кроме того, и в новейшее время предпринимаются отдельные исследования в области химии чая (например, A. Tunstall (1923); P. Carpenter и C. Harler (1932); M. Tsujimura (1930, 1931) и некоторые другие). Однако, большинство этих исследований касается лишь отдельных этапов переработки или же трактует о химическом составе чайного листа в статическом разрезе. Поэтому той полноты представлений о биохимической сущности технологических приемов, которая необходима для создания объективных химических показателей производства, все эти работы не давали. Результаты работы с чаями тропических стран могли быть лишь весьма условно перенесены на чаи советских плантаций, тем более, что и внешний вид сырья и некоторые качества конечного продукта заставляли ожидать между этими чаями существенных различий.

Химические исследования чая производились и в отношении сортов, произрастающих на Черноморском побережье [В. Колоколов (1906); В. Форст и В. Еловский (1926)]; однако, почти исключительное внимание уделялось в этих исследованиях химическому составу готового продукта, а не изменениям веществ, происходящих при переработке зеленого листа. Исторически это объяснялось тем, что прежняя Россия почти целиком базировалась на импортных готовых чаях, вследствие чего вопросы технологии не привлекали к себе внимания. Так как в настоящее время Советский Союз с каждым годом все полнее снабжается чаями отечественного происхождения, т. е. весьма быстро превращается из страны-потребительницы также и в страну-производительницу, необходимость планомерного и детального изучения биохимических основ чайного производства давала себя в последние годы все более и более чувствовать.

В связи с этим Институтом биохимии АН СССР было начато планомерное изучение чайного производства. Первые работы относятся еще к 1934 году. С тех пор ежегодно группа сотрудников института, под общим руководством проф. А. И. Опарина, производит в летние месяцы выезды в чайные районы Грузии, где осуществляет планомерную экспериментальную работу по вопросам биохимии чайного производства.

Первые годы, т. е. 1934, 1935 и 1936, были посвящены подробному изучению чайного производства, как с чисто технологической стороны, так и со стороны тех биохимических превращений, которыми сопровождается переработка чайного листа. В результате этих исследований была создана «биохимическая теория чайного производства», которая открывала сущность тех биохимических превращений, в результате которых чайный лист приобретает свойственные готовому продукту вкус, цвет и аромат. Результаты этих работ нашли свое отражение в специальных сборниках «Биохимия чайного производства» 1935 и 1936 гг., а также отчасти и в сборнике 1937 г. Основываясь на теоретических представлениях, созданных этими работами, можно было уже более определенно судить о том, каких изменений в химическом составе или в общем состоянии чайного листа должен добиваться технолог от каждой стадии переработки. Вместе с тем открывались и возможности для установления объективных химических показателей чайного производства.

Отсылая для более подробного знакомства с теоретическими основами чайного производства и с лабораторными опытами, послужившими для создания теории, к специальным сборникам, мы приведем здесь лишь весьма кратко основные этапы переработки чайного листа и укажем на те изменения, которые определяют качество переработки.

Зеленый чайный лист или, вернее, молодой трехлистный побег «флеш», поступающий на фабрику для переработки, подвергается прежде всего завяливанию. Для этого листья рассыпаются тонким слоем на завялочных гамаках, установленных в хорошо вентилируемом помещении, и оставляются так до потери, примерно, 40% своего первоначального запаса воды. Обычно эта операция занимает довольно много времени (около 18 часов), что в значительной мере ограничивает пропускную способность фабрики. Поэтому в последнее время на большинстве фабрик, вместо так называемого естественного завяливания, применяется искусственное или ускоренное завяливание, состоящее в усиленном продувании подогретого до 35—40°C воздуха через массу листа, загруженную в завялочную камеру той или иной системы. В этих условиях завяливание может быть окончено в более короткий срок: через 4—5 часов.

Цель завяливания состоит, с одной стороны, в придании материалу мягкости и податливости при скручивании, которому он должен подвергаться на следующем этапе переработки, с другой же — в его биохимической подготовке к ферментации. Эта подготовка заключается в прекращении ферментативных процессов, свойственных нормальным клеткам, и в усилении односторонних гидролитических реакций, в результате которых некоторые более сложные составные части листа распадаются на более простые. Так как скорость этих изменений в значительной степени обусловлена скоростью отдачи воды листом, вариации продолжительности завяливания сравнительно мало отражаются на биохимической подготовке чайного листа. Кроме того, при потере листом 35—40% своего водного запаса клетки утрачивают свои осмотические свойства, вследствие чего при увлажнении уже не способны восстанавливать тургор. Этому последнему обстоятельству также придается большое значение, так как не потерявший осмотических свойств лист может во время скручивания восстанавливать свой тургор и этим значительно затруднять дальнейшую переработку.

Следующий этап переработки — скручивание, производимое специальными машинами, т. н. роллерами, преследует цель раздавить клетки чайных побегов с тем, чтобы привести в более тесный контакт содержащиеся в них вещества и ферменты с кислородом воздуха. Одновременно с этим заботятся и о придании всему материалу вида скрученных чаинок. Попутно достигается и разделение материа-

ла на более грубые и более нежные фракции, так как после каждого скручивания (обычно применяются 3 последовательных скручивания) материал подвергается просеиванию на специальных ситах. Так как в последующем этапе — ферментации, во время которого чайный материал приобретает свойственные готовому продукту цвет, вкус и аромат, участвуют лишь те клетки, которые были раздавлены, основным показателем роллерного процесса следует считать процент раздавленных клеток. К сожалению, современные аппараты для скручивания не дают 100% раздавливания клеток, а если и могут привести к высокому показателю раздавливания, например, 90—95%, то обычно лишь благодаря многократному повторению скручивания и применению сильного надавливания (пресса) во время этой операции. Все это плохо отражается на качестве получаемого продукта, вследствие чего, при современных системах скручивающих машин, вопрос о проценте раздавленных клеток должен решаться также и с точки зрения продолжительности и температуры скручивания.

Уже во время скручивания чайный материал начинает постепенно приобретать специфическую окраску и аромат, свойственные готовому продукту. Постоянное перемешивание и сортировка во время этой операции способствуют усиленному поглощению кислорода раздавленной тканью. Однако, как это было установлено специальными опытами, поглощенный во время скручивания кислород используется не сразу, а аккумулируется первоначально в форме каких-то бесцветных перекисных соединений, из которых расходуется затем для окисления таннина и, вероятно, некоторых других веществ. Эта сложная и наиболее ответственная стадия переработки, известная под названием «ферментации», является следующим этапом после скручивания и составляет, в сущности, естественное продолжение тех реакций, которые начались еще в роллерном процессе. При ферментации скрученный чайный материал оставляется неподвижно в плоских ящиках на срок, достаточный для окончания основных реакций. Главное значение в это время принадлежит окислительным ферментам и в первую очередь пероксидазе, производящей окисление чайного таннина до окрашенных продуктов (флобофенов). Одновременно с этим происходит и синтез эфирных масел, а равно вырабатываются вкусовые качества чая. Установление конца ферментации по субъективным признакам является одной из наиболее трудных задач технологии; а между тем, как это показали наши лабораторные исследования, во время ферментации не только приобретаются нужные качества чая, но и теряются многие ценные продукты, например, таннин, переходящий постепенно из растворимого состояния в осажденное, благодаря его соединению с белковыми веществами; эфирные масла, которые после известного периода максимального накопления вновь начинают исчезать из материала и т. д. Поэтому объективный химический контроль за ходом ферментации представляется особенно желательным.

Наконец, последним этапом переработки чайного листа в полуфабрикат является с у ш к а чая, производимая в специальных печах, через которые окончивший ферментацию лист пропускается 2 раза на конвейере. Высокая температура (80—95°) и почти полное удаление влаги (конечная влажность хорошо высушенного чая не превышает 6%) должны обеспечивать прекращение дальнейших ферментативных изменений материала. Однако, вместе с тем, во время сушки происходят весьма значительные потери ароматических веществ, вследствие чего и этот технологический процесс нуждается в точном объективном контроле, устанавливающем как потери эфирных масел, так и конечную влажность высушенного продукта, от которой во многом зависит устойчивость чая при хранении.

Одновременно с чисто лабораторными опытами, производившимися

нами в Институте биохимии АН и в Институте чайного хозяйства в Анасеули (Грузия), уже в первые годы часть исследований была перенесена на чайные фабрики, где проверялись и уточнялись обнаруженные в лабораторных опытах закономерности. В 1934 году были сделаны лишь отдельные выезды на Махарадзенскую и Салибаурскую фабрики. В 1935 году были уже организованы 2 небольшие контрольные лаборатории на Чаквинской и Салибаурской фабриках со штатом в 2 человека на каждой. В задачу этих первых лабораторий отнюдь не входило еще изменять режим производства или управлять технологическим процессом на фабриках; лаборатории были созданы лишь для того, чтобы накопить чисто протокольный материал относительно размера биохимических изменений, которым подвергается лист во время переработки на фабриках. Вместе с тем результаты таких массовых химических определений, будучи сопоставлены с дегустационной оценкой получаемых чаев, могли привести к нахождению первых объективных **норм** переработки.

Среди довольно разнообразных химических определений, производившихся в 1935 году на фабриках, многие оказались мало пригодными для контроля производства. Однако некоторые из них, например, определение процента раздавленной при скручивании ткани, количество таннина в конечном продукте и некоторые другие, уже тогда показали себя надежными и достаточно удобными показателями, по которым можно было ориентировать некоторые производственные процессы (подробный отчет о результатах фабричных опытов в 1935 г. см. в сборнике «Биохимия чайного производства» стр. 74, 1936 г., статья А. Опарина).

Потребовался, однако, еще целый производственный сезон (1936 г.) прежде, чем биохимический контроль мог быть снова поставлен на чайных фабриках, на этот раз уже в значительно расширенном и уточненном виде. За это время были доисследованы биохимические превращения, совершающиеся во время ферментации, что в первые годы работы было изучено недостаточно подробно. Кроме того, было обращено внимание на возможно большее упрощение и ускорение химических определений с тем, чтобы максимально облегчить задачу массовых анализов. Эти последние должны были быть настолько быстрыми, чтобы химик мог уже через 5—10 минут после взятия пробы дать свое заключение о состоянии чайного материала. Только при такой постановке биохимический контроль на производстве превратился бы из простого регистрирования уже происшедших и окончившихся изменений в метод, позволяющий направлять переработку каждой данной партии чая в соответствии с происходящими в ней химическими изменениями. В 1937 году на двух больших чайных фабриках (Чаквинской и Махарадзенской) были организованы контрольные лаборатории с круглосуточной работой в три смены. В задачу этих лабораторий входило уже не простое «фотографирование» биохимических изменений в чае, как это было в 1935 году, а управление процессом переработки на основе объективных химических показателей.

Конец завяливания устанавливался по количеству оставшейся в листьях воды (метод быстрого высушивания, или карбидный метод); кроме того, «химическая» готовность завяленного чайного листа узнавалась по количеству растворимых азотистых веществ, определявшихся специально разработанным для этого ускоренным методом[3]. Роллерный процесс контролировался и направлялся на основании так называемого биоконтроля, т. е. быстрого определения процента раздавленной ткани. Ферментация заканчивалась по признаку таннина, количество которого не должно было опускаться ниже определенного уровня. Кроме того, определялось и pH, предостерегавшее от излишнего подкисления ферментирующегося материала.

Ввиду того, что работа носила опытный характер, по указаниям биохимического контроля перерабатывались лишь 30—40% всей массы чаев, проходивших через фабрики. Остальные 70—60% перерабатывались, как обычно, под руководством квалифицированных технологов, пользовавшихся субъективными признаками для оценки хода переработки. Полученные чаи (полуфабрикаты) подвергались титестерскому опробованию, результаты которого и служили оценкой качества полученного продукта. Сравнение титестерских оценок чаев, переработанных по указаниям биохимических лабораторий, и контрольных — показало, что, несмотря на значительно меньшую опытность работников лабораторий в вопросах технологии и почти полное неумение их пользоваться субъективными признаками для установления конца той или иной стадии переработки, чаи, переработанные на основе химических показателей, оказались несколько лучше, чем остальная часть чаев, перерабатывавшаяся опытными технологами. В среднем за весь сезон это выразилось для Чаквинской фабрики в повышении качества на 0.25, т. е. на единицу титестерской оценки, 10—12% чаев, прошедших биохимконтроль. Для Махарадзенской фабрики этот показатель был несколько ниже, составляя 4—6%, однако и он свидетельствовал о вполне реальном улучшении качества чая.

Разумеется, что в первый год работы еще далеко не могли быть использованы все те возможности, которые открывал объективный биохимический контроль для улучшения качества выпускаемой продукции. Поэтому полученные в 1937 году величины улучшения качества отнюдь не следовало рассматривать как предельный эффект биохимконтроля. Эти данные свидетельствовали лишь о том, что уже в первый год работники химических лабораторий, основываясь на объективных химических показателях, сумели выдержать конкуренцию с опытными технологами и получили не только равную по качеству, но даже несколько лучшую продукцию. В то же время этот год имел весьма большое значение для установления определенных количественных норм, на которые следовало ориентироваться при переработке чая. Так, например, при подсчете всех данных, полученных за сезон, удалось с полной отчетливостью установить, что наивысшую титестерскую оценку получают чаи, раздавленные во время скручивания на 77—85%. Несколько сложнее было установить оптимальную степень завяливания, так как Чаквинская и Махарадзенская фабрики оборудованы различными системами искусственного завяливания. Однако, и здесь подсчеты позволили вполне определенно выявить оптимальные границы завяливания, которые для станин, установленных на Чаквинской фабрике, лежат между 61 и 59% остаточной влажности, а для камер В. Шарковского, которыми оборудована Махарадзенская фабрика, равно как и для естественного завяливания, между 66 и 64%. Причины этих различий кроются в довольно неравномерном завяливании чайных побегов в станинах Чаквинской системы, вследствие чего для доведения более грубых нижних листьев и стебельков до нужной степени обезвоживания приходится перевяливать верхнюю более нежную часть Хотя такое положение и отнюдь не может считаться удовлетворительным, наилучшие результаты при этой системе завяливания достигаются все же при соблюдении нормы в 61—59%. Камеры же Шарковского дают значительно более равномерное завяливание, приближающееся к естественному, благодаря чему и оптимальный предел завяливания лежит у них при более высокой влажности (66—64%).

Наконец, был установлен и оптимальный предел ферментации по количеству остающегося в растворе таннина. Однако, ввиду довольно значительных различий в содержании таннина в исходном сырье, было совершенно невозможно подходить к определению конца ферментации по какому-либо общему для всех чаев количеству таннина. Обработка

полученных материалов показала, что каждый чай во время ферментации теряет известное количество растворимого таннина, причем, в зависимости от содержания таннина в исходном материале, потери его во время ферментации должны быть больше или меньше. Таким образом удалось найти оптимальные пределы или нормы ферментации дифференцированно для чаев, различно богатых таннином. Ниже приведены нормы конца ферментации в том виде, как их удалось установить на основании результатов контроля 1937 года (табл. 1)

Таблица 1

I фракция				III фракция			
Таннин после 1 скручивания (%)		Таннин к концу ферментации (%)		Таннин после 1 скручивания (%)		Таннин к концу ферментации (%)	
от	до	от	до	от	до	от	до
8	10	7	8	до 8	—	6	7
10	12	8	9	8	10	7	8
12	14	10	12	10	12	8	9
14	16	12	15	12	14	10	12
16	18	13	15	14	16	11	13
18	20	13	16	—	—	—	—
20	22	13	15	—	—	—	—

Прекращение ферментации раньше, чем лист данного качества успеет потерять нужное количество растворимого таннина, делает чай слишком терпким и даже горьким, с зеленоватым привкусом. Кроме того, цветность настоя оказывается пониженной. Наоборот, затягивание ферментации дальше указанных норм делает вкус чая «пустым», что также весьма сильно снижает его качество.

Все это позволило уже значительно полнее использовать биохимический контроль в следующий производственный сезон 1938 года. По согласованию с трестом «Чай-Грузия», Институтом биохимии АН СССР был в этот год организован контроль на трех наиболее крупных чайных фабриках: Чаквинской, Махарадзенской и Зугдидской. Последняя расположена в северном чаепроизводящем районе (близ Сухумя) и поэтому могла отличаться по характеру своего сырья, а вместе с тем и по оптимальным нормам переработки, от двух первых фабрик. Однако, как это удалось установить, в результате работы 1938 года существенных расхождений в смысле норм переработки между этими районами не наблюдается.

В задачу контрольных лабораторий входил на этот раз охват производственным контролем от 50 до 70% продукции фабрик. Остальная часть чая перерабатывалась по субъективным признакам и служила для сравнения. Для того, чтобы возможно более приблизить химика к производству, в 1938 году отдельные этапы контроля были вынесены в соответствующие цеха. Так, например, контроль завяливания по % оставшейся воды определялся в завялочном отделении, где были установлены специальные сушильные аппараты (типа «фенов») и химические весы для взвешивания. Для возможно большего ускорения операции контроля нами были составлены специальные пересчетные таблицы, позволявшие по весу высушенного материала непосредственно находить влажность завяленного листа. Самая операция высушивания продолжалось 9—11 минут, благодаря чему работающий на контроле завяливания имел возможность своевременно предупреждать о достижении листом технологической готовности. Скручивание и ферментация контролировались за особым столом непосредственно в роллерном отделении (Чаква и Махарадзе) или в примыкающем к нему помещении (Зугдиди). Первое — по проценту раздавленных клеток (биоконтроль), а вторая — по падению таннина и pH. Таннин определялся по методу Левенталя, приспособленному нами для экспрессных анализов; pH — в потенциометре. Последний показатель был взят на случай подкисления сока чайного листа, связанного с понижением pH, т. к. при pH ниже 5.1 происходит коагуляция растворимого таннальбумина и

связанное с этим резкое ухудшение качества чая. Опыты показали, однако, что если ограничивать ферментацию теми потерями таннина, которые указаны в табл. 1, это критическое pH достигается редко.

Штат каждой лаборатории состоял из 15 человек, которые распределялись с таким расчетом, чтобы в каждой смене работало по 4 человека: 1 — на завяливании, 1 — на биоконтроле и 2 — на ферментации.

Во главе такой лаборатории стоял старший химик, ответственный за организацию работы и за получаемые результаты. Старшими химиками на Чаквинской фабрике был С. Степанов, на Махарадзевской — Н. Якобашвили и на Зугдидской — В. Качарова. Все они являлись работниками треста «Чай-Грузия».

В качестве инструктора и непосредственного руководителя работой лабораторий Институт биохимии Академии Наук командировал на весь производственный сезон 1938 года своего старшего научного сотрудника К. Джемухадзе. Кроме того, в организации лабораторий участвовал также и научный сотрудник института П. Колесников. Общее руководство постановкой и проведением контроля принадлежало проф. А. И. Опарину и автору настоящей статьи.

По окончании производственной кампании 1938 г., т. е. в октябре, результаты работы, заносившиеся в течение всего лета в специальные паспорта, были доставлены старшими химиками в Институт биохимии в Москву, где, под руководством т. Джемухадзе, были подвергнуты детальному изучению и сравнению с результатами обычного производственного процесса на этих фабриках.

Основными показателями при оценке черного чая являются аромат и вкус; настой и особенно разварка в меньшей степени определяют собою качество чая. Поэтому в дальнейшем мы пользуемся для выражения эффективности контроля главным образом показаниями аромата. Вкус почти всегда получает ту же оценку, что и аромат, вследствие чего результаты по обоим показателям часто почти совпадают. Наиболее характерной для изучения контроля является оценка полуфабрикатов, т. е. высушенного чая, не подвергшегося еще сортировке и смешиванию (купажу). Вследствие этого главная масса расчетов и сравнений производилась на основании качественной оценки полуфабрикатов. В таблицах 2, 3 и 4 приведены результаты эффективности контроля за весь сезон по каждой из трех фабрик. В первой графе под знаком «К» обозначены контролировавшиеся лабораториями чаи и под знаком «н/к» — не контролировавшиеся. Римскими цифрами обозначены фракции чая: более нежная (I), средняя (II) и грубая (III). Под заголовком «Титестерская оценка» даны нормальные титестерские баллы, величины же, приводимые ниже, составляют весовые проценты чаев данной фракции, получившие ту или иную оценку. На основании этих величин выведены и «средние оценки». Что касается графы «эффективность в %», то в ней представлено количество чаев (в %), получивших по титестерской оценке отметку на 0.25, т. е. на одну категорию выше, чем производственные чаи соответствующей группы (например, в табл. 2 IК имеет + 30%; это показывает, что на каждые 100 кг чая 30 кг получили оценку на 0.25 больше, чем не контролируемые).

Наконец, две нижние строчки дают уже величины средневзвешенных, т. е. оценки с учетом процентов выхода по всем трем фракциям. Последняя цифра в таблице отображает таким образом эффективность контроля (в %), применительно ко всей массе переработанного по указаниям лаборатории чая за сезон.

Из рассмотрения этих таблиц видно, что наибольший эффект дает контроль для более нежных и вместе с тем более ценных фракций. Однако, и грубая III фракция, составляющая главную массу перерабатываемого чая, обнаружила на Махарадзевской и Чаквинской фабриках

Таблица 2

Эффективность контроля за сезон 1938 г. I сорт листа $\frac{\text{Махарадзе}}{\text{Аромат}}$

Фракции	Выход фракции		Титестерская оценка									Средняя оценка	Эффект, в %	Оценка ср. взвеш. для 3 фракц.	Эффект для 3 фракц. в %
	кг	%	3.5	3.25	3	2.75	2.5	2.25	2	1.75	1.5				
I К	11 125	10.69	—	4.99	44.54	35,20	13.89	1.11	0.24	—	—	2.884	+30	—	—
I н/к	11 666	10.03	—	1.55	35.13	36.59	22.68	3.87	0.16	—	—	2.768	—	—	—
II К	12 330	11.85	—	0.20	15.49	49.76	27.09	6.53	0.90	—	—	2.682	+28	—	—
II н/к	12 995	11.17	—	—	10.65	42.39	30.38	13.74	2.77	0.06	—	2.612	—	—	—
III К	80 563	77.45	—	—	—	0.16	0.70	21.76	65.18	11.32	0.85	2.023	+25	—	—
III н/к	91 595	78.79	—	—	—	—	0.23	12.93	61.61	22.39	2.81	1.963	—	—	—
К	104 018	—	—	0.61	7.20	10.77	5.67	17.37	49.27	8.53	0.64	—	—	2.191	+30
н/к	116 256	—	—	0.15	4.71	8.39	5e86	12.11	48.87	17.65	2.22	—	—	2.116	—

Таблица 3

Эффективность контроля за сезон 1938 г. I сорт листа $\frac{\text{Чаква}}{\text{Аромат}}$

Фракции	Выход фракции		Титестерская оценка									Средняя оценка	Эффект, в %	Оценка ср. взвеш. для 3 фракц.	Эффект для 3 фракц. в %
	кг	%	3.5	3.25	3	2.75	2.5	2.25	2	1.75	1.5				
I К	3 807	21.10	1.39	11.97	43.60	32.86	9.90	0.26	—	—	—	2.903	+54	—	—
I н/к	4 081	22.29	—	1.39	29.69	44.27	20.68	3.45	0.49	—	—	2.768	—	—	—
II к	2 398	13.29	—	—	4.08	43.20	41.57	8.21	2.91	—	—	2.693	+69	—	—
II н/к	2 631	14.37	—	—	—	29.57	49.22	16.76	3.99	0.45	—	2.519	—	—	—
III к	11 835	65.61	—	—	—	1.98	29.65	44.24	17.30	5.53	1.22	2.253	+17	—	—
III н/к	11 590	63.32	—	—	—	—	23.99	44.15	24.64	6.34	0.86	2.210	—	—	—
К	18 040	—	0.013	1.57	11.5	17.15	27.62	27.62	10.78	3.28	0.85	—	—	2.468	+37
н/к	18 302	—	—	0.31	6,62	14.17	26.88	31.14	16.28	4.08	0.54	—	—	2.375	—

Таблица 4

Эффективность контроля за сезон 1938 г. I сорт листа $\frac{\text{Зугдиди}}{\text{Аромат}}$

Фракции	Выход фракции		Титестерская оценка									Средняя оценка	Эффект, в %	Оценка ср. взвеш. для 3 фракц.	Эффект для 3 фракц. в %
	кг	%	3.5	3.25	3	2.75	2.5	2.25	2	1.75	1.5				
I К	3 081	12.44	—	11.68	39.07	32.78	15.57	0.87	—	—	—	2.862	+40	—	—
I н/к	6 665	12.94	—	4.23	30.78	33.99	27.39	3.58	—	—	—	2.761	—	—	—
II К	4 122	16.65	—	1.75	24.78	36.99	23.65	11.81	0.80	—	—	2.698	+23	—	—
II н/к	8 256	16.03	—	0.66	15.74	38.34	30.19	13.95	1.09	—	—	2.639	—	—	—
III К	12 315	70.90	—	—	—	—	4.06	35.42	48.83	11.67	—	2.079	0	—	—
III н/к	36 570	71.02	—	—	—	—	3.69	34.29	52.39	9.28	0.33	2.079	—	—	—
К	19 518	—	—	2.21	11.44	12.99	10.02	24.98	30.98	7.36	—	—	—	2.279	+9
н/к	51 491	—	—	0.65	6.51	10.55	11.01	27.05	37.38	6.59	0.24	—	—	2.256	—

заметкое улучшение. На Зугдидской фабрике III фракция осталась без изменения. При окончательной оценке эффективности контроля по всем трем фракциям с учетом относительных выходов каждой из них получаются величины: для Махарадзе + 30% (вместо 4—6% в 1937 г.), для Чаквы +37% (вместо 10—12% в 1937 г.) и для Зугдиди, где работа проводилась первый год, + 9%.

Значительно больший эффект был достигнут на Зугдидской чайной фабрике при работе с листом II сорта, который в 1938 г. составлял на этой фабрике главную массу перерабатываемого сырья (табл. 5).

Таблица 5

Эффективность контроля за сезон 1938 г. II сорт листа $\frac{\text{Зугдиди}}{\text{Аромат}}$

Фракции	Выход фракции		Титестерская оценка									Средняя оценка	Эффект, в %	Оценка ср. взвеш. для 3 фракц.	Эффект для 3 фракц. в %
	кг	%	3.5	3.25	3	2.75	2.5	2.25	2	1.75	1.5				
I К	3 735	14.97	—	—	37.99	31.35	25.81	4.84	—	—	—	2.755	+61	—	—
I н/к	5 432	11.05	—	1.35	14.55	27.09	38.68	17.37	0.95	—	—	2.602	—	—	—
II К	4 845	19.42	—	—	20.20	30.32	31.43	16.67	11.55	—	—	2.629	+81	—	—
II н/к	7 205	14.59	—	—	9.0	20.54	25.17	36.91	7.09	0.23	—	2.425	—	—	—
III К	15 367	65.6	—	—	6.10	13.68	17.73	55.03	21.35	2.89	—	1.987	+ 5	—	—
III н/к	36 691	74.33	—	—	—	—	—	16.98	57.76	23.03	2.20	1.973	—	—	—
К	24 947	—	—	—	9.61	11.02	10.86	15.59	36.99	14.00	1.9	—	—	2.227	+45
н/к	49 358	—	—	0.14	2.92	6.02	8.1	19.94	44.08	17.18	1.63	—	—	2.115	—

Как видно из таблицы, особенно высок процент улучшения для II и I фракций (81 и 61%), однако и для III фракции здесь обнаружено заметное улучшение. В результате средний эффект контроля при переработке сырья второго сорта составил + 45%.

Что касается **вкуса**, то для Махарадзенской фабрики этот показатель полностью совпал с ароматом, т. е. был на 30% выше, чем у производственных чаев. По Зугдидам же и по Чакве имелось некоторое расхождение, почему результаты приведены особо в табл. 6.

Таблица 6

Эффективность контроля по вкусу

Фракции	Чаква		Зугдиди			
			I сорт		II сорт	
	средн. оценка	эффект (в %)	средн. оценка	эффект (в %)	средн. оценка	эффект (в %)
I К	2.900	+54	2.928	+64.8	2.738	+54
I н/к	2.765	—	2.766	—	2.603	—
II К	2.559	+30	2.695	+22.8	2.630	+63
II н/к	2.485	—	2.638	—	2.472	—
III К	2.207	+19	2.116	+16	1.996	+ 8
III н/к	2.160	—	2.077	—	1.976	—
К	2.400	+22	2.313	+23	2.230	+40
н/к	2.344	—	2.256	—	2.121	—

Впрочем, как это видно из таблицы, эффект контроля отражается на вкусе примерно так же, как и на аромате. Особого внимания заслуживает тот факт, что III фракция на Зугдидской ф-ке обнаружила улучшение по вкусу, вследствие чего окончательный эффект по вкусу составляет здесь для первого сорта листа + 23%, вместо + 9% по аромату.

Чтобы яснее понять **удельный вес** такого улучшения, удобнее всего было бы выразить качество получаемых чаев в их денежной стоимости. К сожалению, полуфабрикаты не имеют денежной расценки, вследствие чего непосредственный перевод всех этих данных на выражение в рублях оказался невозможным. Для решения этого вопроса в июле и августе полуфабрикаты, полученные под контролем, складывались на фабриках отдельно от производственных, благодаря

чему из них можно было составить самостоятельные торговые смеси (табл. 7). При сравнении качества получаемых таким образом фабрикатов с фабрикатами из неконтролировавшихся чаев выступает с совершенной очевидностью улучшение готового продукта под влиянием контроля. Принимая во внимание существующие в Главчае расценки на чай, можно выразить это улучшение для Махарадзенской фабрики (М) в 1 р. 07 к. на кг, а для Зугдидской (З) 92 к. на кг (сдаточная стоимость). Купаж контролируемых чаев на Чаквинской фабрике дал еще значительно более высокий эффект, однако, вследствие недостаточно надежного подбора параллельных производственных купажей, эти результаты здесь не приводятся.

Таблица 7

Эффективность контроля по фабрикатам

		Сорт (в %)					Кг	Средняя оценка	Разн.
		Высш. сорт	1	2/1	2/2	2/3			
М	К	2.27	36.54	15.73	43.04	2.41	69 212	21 р. 31 к.	1 р. 07 к.
	н/к	3.02	17.45	21.44	44.93	13.13	97 988	20 р. 24 к.	—
З	К	3.54	37.53	10.79	48.08	—	28 244	21 р. 49 к.	92 к.
	н/к	—	23.05	20.82	52.95	3.16	50 885	20 р. 57 к.	—

Учитывая, что, например, Махарадзенская чайная фабрика выпустила в сезон 1938 года около 220 000 кг сортового чая, можно уже с полной определенностью говорить и о достаточно высоком экономическом эффекте биохимконтроля, который во много раз превышает расходы, связанные с содержанием лабораторий.

На основании полученных результатов Главчай постановил ввести в 1939 году биохимконтроль на 6 чайных фабриках, с охватом всей сортовой продукции этих фабрик. Можно надеяться, что 1939 год приведет к еще более высоким качественным показателям, так как опыт 1938 года дал большой и весьма ценный фактический материал, позволяющий на основе многих тысяч химических определений вывести новые закономерности и подтвердить и еще более уточнить принятые количественные показатели. Залог дальнейшего успеха лежит и в кадрах работников контрольных лабораторий, которые заметно квалифицировались в сезоны 1937 и особенно 1938 года.

Одну из перспектив для дальнейшего улучшения переработки чая открывают установленные в 1938 году отличия в скручивании листьев различной степени нежности. Явление это основано на том, что во время роллерного процесса одновременно с раздавливанием тканей происходит и механическое отделение более нежных частей побега от более грубых (разделение на I, II и III фракции); при этом в более грубом сырье раздавливание клеток и разделение на фракции происходит значительно труднее, чем у нежного материала, вследствие чего при нормально принятом на фабриках трехкратном скручивании процент раздавленных клеток и вместе с тем выходы I и II фракций оказываются несоответственно пониженными. Регулирование работы роллера на основе биоконтроля позволяет значительно повышать выходы ценных фракций, получаемых из листа второго сорта, причем качество чая при этом не только не понижается, но, напротив того,

заметно возрастает (табл. 5). Таким образом здесь биохимконтроль открывает возможность для индивидуального подхода к каждой перерабатываемой партии чая.

Обработка материалов 1938 года позволяет также уточнить нормы, принятые на основе работ 1937 года. В частности, в то время, как оптимум завяливания в станинах Чаквинской системы (которыми оборудована и Зугдидская фабрика) был установлен в предыдущем году в пределах между 61—59% влажности, в работах 1938 года этот интервал удалось заметно сузить (табл. 8).

Таблица 8

Норма завяливания

Влажность	Средняя оценка качества (по аромату)	
	Чаква	Зугдиди
59 и ниже	2.331	2.140
59—60	2.443	2.248
60—61	2.477	2.271
61 и выше	2.228	2.236

Как видно из средних оценок качества чаев, переработанных с соблюдением всех норм, кроме завяливания, наиболее высокая оценка для обеих фабрик получается при завяливании листа до 60—61%, что, следовательно, позволяет установить норму для этого процесса с точностью до 1%. Завяливание на Махарадзенской фабрике, производимое в камерах Шарковского, весьма приближается по конечному результату к естественному завяливанию, вследствие чего оптимум завяливания здесь более растянут, чем при работе со станинами Чаквинской системы. Поэтому первоначально установленный предел 66—64% не нуждается здесь в уточнении.

Примерно без изменений остался и оптимальный предел скручивания (по биоконтролю), установленный в 1937 г. между 77—85% раздавленной ткани. В табл. 9 приведены данные 1938 г. по Махарадзенской фабрике, из которых ясно видно, что скручивание менее 77% резко ухудшает качество конечного продукта. Снижение качества наблюдается и при «перекручивании» листа (>85%); однако отрицательное действие здесь сказывается уже значительно слабее. Вследствие этого более опасным следует признать недокрученность листа.

Таблица 9

Эффективность норм скручивания $\frac{\text{Махарадзе}}{\text{Аромат}}$

	Количество кг	Титестерская оценка								Средняя оценка	Эффект, в %
		3,25	3	2,75	2,5	2,25	2	1,75	1,5		
Норм.	104 018	0.61	7.20	10.77	5.67	17.37	49.27	8.53	0.64	2.191	—
Скручив. <77%	15 073	—	1.52	5.41	8.40	7.68	36.87	32.92	7.23	2.000	—76
Скручив. >85 .	10 548	0.58	4.14	9.35	7.57	22.38	34.39	18.83	2.72	2.152	—15

Наконец удалось проверить и уточнить нормы ферментации по таннину. В то время как в 1937 г. для каждой группы чаев оптимальная норма ферментации определялась в пределах 2—3% таннина, в результате работы 1938 года удалось уточнить эту норму до 1% (табл. 10).

Таблица 10

Уточнение норм ферментации

% танн. после 1-го скруч.	Конец	Махарадзе	Зугдиди	Чаква
9—10	до 8	2.357	—	2.750
10—12	9	2.687	—	2.875
12—14	11	2.613	2.625	2.600
	12	2.664	2.833	2.706
14—16	13	2.687	2.793	2.760
	14	2.750	2.863	2.776
	15	2.714	3.000?	2.875?
16—18	14	2.684	2.826?	2.789
	15	2.812	2.815	2.806
18—20	14	2.924	2.712	2.836
	15	2.915	2.844	2.916
	16	2.966	2.886	2.897
21—22	14	2.944	2.750	2.750
	15	2.969	2.773	2.958
	16	3.000	2.683	2.916
22 и выше	14	3.000	—	—
	15	2.980	2.625	3.000
	16	3.038	2.642	3.000

Кроме того, было показано, что оптимальная норма для ферментации почти не зависит от района расположения фабрики и от ее режима, а является главным образом функцией исходного содержания таннина в сырье (в данном случае в листе, прошедшем первое скручивание). Тем не менее некоторые различия наметились и по районам, например, при содержании в листе 21—22% таннина, оптимум конца ферментации лежит по данным Махарадзенской фабрики при 16%, а по данным Зугдидской и Чаквинской фабрик — при 15%. Некоторое различие по фабрикам наблюдается и у чаев с 14—16% первоначального таннина. Впрочем, эти последние результаты нуждаются еще в дополнительной проверке.

Таким образом, параллельно с внедрением биохимического контроля в производственную работу чайных фабрик происходит и совершенствование тех приемов и норм, которые были первоначально лишь намечены на основе теоретических исследований предыдущих лет. Это дает уверенность в достаточной жизнеспособности этого нового для чайной промышленности объективного подхода к производству. Развитие контроля в дальнейшем должно итти параллельно с развитием технологии чая. Одновременно биохимический контроль должен распространиться и на работу сушильных печей, а равно на оценку качества зеленого листа, поступающего на фабрики, что пока еще остается открытым. Лабораторные исследования этих важных сторон производства уже начаты в настоящее время, вследствие чего можно

надеяться, что в ближайшие годы биохимический контроль будет распространен и на эти этапы производства.

Институт биохимии.
Академия Наук СССР

Поступило
10. II. 1939

ЛИТЕРАТУРА

1 Биохимия чайного производства, Сборн. раб., Москва, 1935.
2 Биохимия чайного производства, Сборник раб., II, Москва, 1936.
3 Биохимия чайного производства, Сборн. раб., III, Москва, 1937.
4 Колоколов В., К вопросу о чае русских плантаций, Москва, 1906.
5 Невиль Г., Технология чая, перев. со 2-го франц. издания, Тифлис, 1928.
6 Фрост В. и Еловский Е., Чай, Изд. ВСНХ, Москва — Ленинград, 1926.
7 Carpenter P. a. C. Harler, The India tea Assoc., Part. I, p. 9—30, Calcutta, 1932.
8 Mann H., Journ. of the Asiat. Soc. of Bengal, Calcutta, 1901.
9 Mann H., Tropic. Agric., Colombo, 1902.
10 Mann H., The ferment. of tea-leaf, Part II, Calcutta, 1903.
11 Mann H., The ferment. of tea-leaf, Part III, Calcutta, 1904.
12 Nanninga A., на голландском языке (цитировано по Г. Невиль).
13 Romburg P. van u. C. Lohmann (цитир. по Г. Невиль), 1895.
14 Tsujimura M., Bull. Agric. chem. Soc. Japan., 6, 62, 1930.
15 Tsujimura M., Sc. pap. of the Inst. of phys. and chem. res., 14, № 251, 1930; 15, № 293, 1931.
16 Tunstall A., Publ. of Ind. Tea Assoc. 4, 126, Calcutta, 1932.

A. KURSANOV. THE BIOCHEMICAL CONTROL OF TEA MANUFACTURE

SUMMARY

Until recently in the tea industry there have prevailed subjective methods of production control, which in many respects is undesirable. In the present article we give a brief review of the results of theoretical studies on problems of the biochemistry of tea manufacture carried out by a group of scientific workers under the supervision of Professor A. Oparin during the years 1934—1936. The results of these studies have enabled Professor Oparin and the writer to propose as objective indices for the guidance of the technological processes of tea manufacture several easily determinable chemical and physical values.

In particular, the end of dry-curing may be determined by the amount of residual water, rolling by the percentage of crushed tissue, and fermentation by the decrease in soluble tannin. Preliminary tests of these methods in tea factories in 1935 and 1937 made it possible to establish optimum limits for dry-curing, rolling, and fermentation.

Utilizing these objective norms, in 1938 at three large tea factories in Georgia there was established production control. The results obtained show that tea processed in accordance with the regulations worked out by our chemical laboratories is of perceptibly higher quality than tea processed on the basis of subjective characters. This improvement is expressed on the average of 30—37% of tea in one tea-taster's grade (0.25) higher (see Tables 2, 3, and 4). In processing tea leaves of second grade, the effect of control was expressed by + 45% (Table 5). Returns from semi-manufactured products processed under chemical control, as compared with those processed in the usual way, showed that the improvement in quality brings on the average an increase of 1 ruble per kilogram (Table 6).

A study of the data obtained has made it possible to make even more precise the indices for determining the end of dry-curing, rolling and fermentation (Tables 7, 8, and 9). This enables us to count on the favorable effect resulting from biochemical control being even greater in the future. Work along these lines is still in progress.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Série biologique Серия биологическая

В. М. КАТУНСКИЙ

ОБ ИЗМЕНЕНИЯХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РАСТЕНИЙ В ПРОЦЕССЕ ИХ РОСТА И РАЗВИТИЯ, В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ УГЛЕКИСЛОТНОГО УДОБРЕНИЯ

(Представлено академиком **А. Н. Бахом)**

В докладе товарища Молотова на XVIII съезде ВКП(б) о третьем пятилетнем плане развития народного хозяйства СССР (1938—1942 гг.) в качестве одного из заданий по важнейшим отраслям сельского хозяйства записано: «Создать вокруг Москвы, Ленинграда, Баку, Харькова, промышленных центров Донбасса, Кузбасса, Горького и всех других крупных городов картофельно-овощные и животноводческие базы, обеспечивающие полностью снабжение этих центров овощами, картофелем и, в значительной степени, молоком и мясом». Развитие плодово-овощного хозяйства вокруг крупных городов и промышленных центров в 3-й пятилетке построения социализма в нашей стране неизбежно приведет к расширению оранжерейно-тепличной базы овощеводства и других видов культуры закрытого грунта. Культура закрытого грунта, как наиболее интенсивная форма растениеводства, связанная с значительными капиталовложениями, предъявляет особенно высокие требования к агротехнике и агрофизиологической науке.

Если при культуре открытого грунта основное внимание уделяется обработке почвы, обеспечению ее необходимыми для растения питательными элементами и водой, то при культуре под стеклом возникает еще вопрос об обеспечении воздушно-светового довольствия растений. Дело в том, что в условиях оранжерейно-тепличной культуры растений, приуроченной главным образом к осенне-зимне-весеннему времени года, имеет место недостаток света (короткий зимний день) и дефицит углекислоты в атмосфере теплиц. Последнее обстоятельство особенно резко сказывается на растениях, так как единственным источником их углеродного питания является, как известно, углекислота воздуха. Образование дефицита углекислоты в атмосфере теплиц — обычное явление и связано оно с затрудненным газообменом, особенно в холодное время года, когда берегут тепло. Дефицит углекислоты часто наблюдается в теплицах и в летнее время, особенно в ясные дни, когда интенсивно идущая ассимиляция углерода растениями быстро приводит атмосферу теплиц к обеднению углекислотой. С другой стороны, в настоящее время твердо установлено рядом исследований как в СССР, так и заграницей, что искусственное повышение концентрации углекислоты в воздухе против ее нормального содержания — 0,03% приводит к значительному повышению урожайности растений. Все это заставляет нас видеть в углекислотном удобрении, довольно широко применяющемся в оранжерейно-тепличном хозяйстве ряда стран Европы и Америки, одно из важных средств повышения урожайности нашего тепличного хозяйства. Применение углекислотного удобрения, однако, не нашло еще себе места в нашем плодово-овощном хозяйстве, и

основная причина такого положения заключается в том, что до сих пор мы не имели достаточно дешевого и технически удобного способа получения углекислотного удобрения. Обычная компримированная (сжатая в металлических баллонах), так называемая пищевая углекислота еще дорога и мало транспортабельна, а кроме того для ее производства нужны специальные заводы. Только в самое последнее время лаборатория каталитического горения Энергетического института Академии Наук СССР (руковод. Равич М. Б.) предложила новый дешевый и технически рентабельный источник получения углекислотного удобрения, а именно метод каталитического (или беспламенного) сжигания топлива (горючие газы, дрова, мазут и проч.), при котором дымовые газы при содержании в них углекислоты до 15% не содержат вредных для растений продуктов неполного сгорания (сернистые газы, CO, сажа и проч.) и, следовательно, могут быть непосредственно, т. е. без дорого сто́ящей очистки, применены для углекислотного удобрения растений. Последнее обстоятельство особенно важно, так как уже имевшиеся ранее попытки использования дымовых газов окончились неудачей, именно ввиду технической сложности и высокой стоимости очистки их от вредных примесей. Метод получения углекислотного удобрения, предложенный Энергетическим институтом Академии Наук, впервые ставит на вполне реальную почву все дело углекислотного удобрения в нашей стране.

В области теории углеродного питания и удобрения растений за последние 30—40 лет были достигнуты значительные успехи в части выяснения оптимальных для урожайности растений концентраций углекислоты в воздухе и благоприятных условий воздушного питания в отношении режима температуры, влажности и освещения. Но совершенно неисследованным остался вопрос об изменениях в процессе углеродного питания растений в течение их жизни. Потребность растений в углеродном питании рассматривалась как нечто неизменное на протяжении всего индивидуального развития растительного организма, в результате чего в настоящее время совершенно открытым является вопрос о сроках углекислотного удобрения растений. Поэтому первоочередной задачей физиологического исследования и является сейчас ответ на этот вопрос. Когда, в какие периоды развития растений и в течение каких сроков наиболее рационально вносить углекислотное удобрение? Целесообразно ли стремиться к поддержанию повышенной концентрации углекислоты в течение всего вегетационного периода развития растений?

В свете теории стадийного развития растений акад. Лысенко и современных данных об изменении потребности растений в питательных элементах почвы на протяжении их индивидуального развития нужно было предполагать, что и потребность растений в углеродном питании также претерпевает изменения в течение их жизни. Изучение же этих изменений позволит подойти к разрешению практического вопроса о наиболее эффективных сроках внесения углекислотного удобрения. Попытке выяснения всех этих вопросов и посвящена настоящая работа.

Перед нами, следовательно, прежде всего стояла задача исследования изменений фотосинтетической деятельности растений в процессе их роста и развития. Для этого нужно было выяснить зависимость образования и накопления органического вещества в растении от процессов его роста и развития, так как не менее 90% органического вещества, из которого состоят растения (и их урожай), образовано углеродом, кислородом и водородом, т. е. элементами, усвояемыми растениями в процессе фотосинтеза — воздушного питания. Одновременно было проведено исследование над изменениями в интенсивности фотосинтеза на различных этапах развития ряда растений. И, наконец,

на этой основе был поставлен ряд опытов по внесению углекислотного удобрения в форме газов каталитического горения в различные сроки развития с целью сравнения их эффективности и выяснения возможного существования у растений критических периодов углеродного питания.

1. Зависимость накопления органического вещества в растении от процессов его роста и развития

В современной физиологической литературе имеется большое количество работ, посвященных вопросу о зависимости образования и накопления органического вещества в растении от внешних факторов среды — температуры, света, влажности, питательных элементов почвы и пр. И несравненно меньше работ посвящено изучению зависимости этих процессов от внутреннего состояния самого растения, беспрерывно изменяющегося в процессе своего индивидуального развития и под влиянием внешних агентов среды. Более того, до сравнительно недавнего времени у нас, а в зарубежной физиологической и агрономической литературе и поныне, широкое распространение получила «теория» антагонизма между процессами накопления в растении органического вещества, ростом, с одной стороны, и его развитием — с другой. Отсюда делался вывод о непримиримой противоположности между высокой урожайностью и скороспелостью растений. Согласно представлениям теоретиков «антагонизма», ускорение развития растений как методами агрофизиологии, так и селекционно-генетическими, всегда должно неизбежно вести к уменьшению накопления органического вещества, а в конечном счете к снижению урожайности. У нас в СССР эту концепцию в течение длительного времени отстаивали Максимов, Любименко и некоторые др. физиологи, а также многочисленные селекционеры, начиная с Жегалова. В последнее время в нашей литературе вновь была сделана попытка возродить теорию антагонизма, а именно Чайлахян в ряде работ по фотопериодизму растений попытался доказать, что накопление сухого вещества в растениях идет в основном независимо от их развития и лишь ограничивается последним таким образом, что, чем быстрее идет развитие растений, тем якобы меньше накапливается в них сухого вещества. Причем Чайлахян объясняет это тем, что быстро развивающиеся растения скоро прекращают образование новых листьев — ассимилирующих органов — и переходят к образованию потребляющих органов — цветов, плодов и семян.

Исследования акад. Лысенко в области развития растений, открытие им явления яровизации растений и разработка учения о стадийном развитии полностью опровергли представление об антагонизме процессов роста, накопления органического вещества и темпов развития растительного организма. Предложенный акад. Лысенко новый агротехнический прием яровизации дает, как известно, не только ускорение развития растений, но и повышение их урожайности для большинства яровизируемых с.-х. культур. Лысенко показал, что при соответствующем подходе к делу можно для каждой культуры увеличить ее скороспелость, не снижая урожайности, а в ряде случаев одновременно добиваясь ее повышения. Хорошо известно, что яровизация в настоящее время является в практике сельского хозяйства не столько средством, ускоряющим развитие растений, сколько способом повышения их урожайности.

На основании вышесказанного было бы, конечно, неправильно сделать вывод о возможности безграничного ускорения развития растений без ущерба для их урожайности. Дело в том, что «накопление

органического вещества есть процесс биологический, требующий определенного количества времени для своего течения» (акад. Вильямс), и поэтому в общем те из наших с.-х. культур, которые используют большую часть благоприятного времени года, оказываются и наиболее урожайными. Наибольшую урожайность мы должны ждать от сортов, в течение длительного времени быстро накапливающих органическое вещество. Таким образом зависимость между развитием и его темпами, с одной стороны, и продуктивностью растений — с другой, является значительно более сложной, чем однозначная, обратная зависимость теоретиков «антагонизма». Для выяснения этой зависимости представлялось интересным прежде всего расчленение основного, первичного фактора накопления в растении органического вещества — фотосинтеза. Большая или меньшая продуктивность растения прежде всего зависит от фотосинтеза, так как все органическое вещество в растении первично возникает именно в этом процессе. Большее или меньшее количество ассимилятов, образующихся при фотосинтезе, в свою очередь, зависит от продолжительности времени, в течение которого идет фотосинтез, или от продолжительности «рабочего времени» фотосинтеза и от интенсивности, с которой совершается этот процесс, или так называемой энергии фотосинтеза — выражаемой в мг усвоенной растениями углекислоты на единицу ассимилирующей поверхности в единицу времени. Опыт должен был быть поставлен так, чтобы, с одной стороны, были различные варианты по развитию растений, а с другой — полная выравненность в тех же вариантах всех внешних для растения условий, могущих непосредственно влиять на фотосинтез. Только при этом условии экспериментального устранения влияния факторов внешней среды на фотосинтез можно было бы выяснить зависимость накопления вещества в растении от процессов его роста и развития.

Для решения этой экспериментальной задачи нами был использован метод фотопериодического воздействия на процессы роста и развития растений, как наиболее эффективный в этом отношении и технически удобный.

Еще работами Гарнера и Алларда, а затем Разумова было показано, что фотопериодическая реакция растений может быть вызвана светом весьма низкой напряженности, порядка единиц или десятков люксов. При такой напряженности света фотосинтез почти или полностью отсутствует и, конечно, никогда не достигает компенсационных пунктов (Люндергорд). Этими данными мы и воспользовались для постановки опытов, в которых было применено фотопериодическое воздействие на растения светом низкой напряженности в 65 люксов.

Опыты были поставлены по следующей схеме: все растения четырех вариантов опыта получали ежесуточно по 10 часов естественного дневного освещения, три из них, кроме того, получали дополнительное освещение светом низкой напряженности 65 люксов в течение (соответственно) — 6.8 и 14 часов. Следовательно по нашей схеме один из вариантов опыта получал короткий 10-часовой день, а остальные три — освещение большей продолжительности, вследствие получения ими дополнительного освещения, причем один из них находился на непрерывном освещении. В отношении же условий фотосинтеза все варианты находились в равных условиях, т. к. все они могли ассимилировать только в течение 10 часов в сутки, когда они находились на естественном дневном освещении.

При такой постановке опыта все различие в накоплении органического вещества по его вариантам должно быть целиком отнесено за счет изменений в развитии растений, индуцированных фотопериодическим воздействием.

Приводим данные, полученные нами в этом опыте.

Таблица 1

Влияние продолжительности дневного освещения на накопление сухого вещества растениями короткого и длинного дня

Название растения и его фотопериодическая принадлежность	Варианты опыта по продожительности дня (в час) (10 час. днев. освещ + 12 час. дополн. осв.—65 — 85 люксов)								Примечание
	10 час. коротк. день		10 + 6		10 + 8		10 + 14 непрерывн. освещ.		
	чис. дн. до цвет. или кол.	вес сухого веществ. в г на 1 растение	чис. дн. до цвет. или кол.	вес сухого вещ. в г на 1 растение	чис. дн. до цвет. или кол.	вес сухого вещес. в г на 1 раст.	чис. дн. до цвет. или кол.	вес сух. вещ. в г на 1 раст.	
А. Растения длинного дня									
Овес (Сев. Африка) (Avena sativa v. byzantina)	—	16.50	—	12.34	76	9.80	59	8.26	Сильное кущение на коротком дне
Фасоль—Золотая гора	55	13.88	39	33.12	34	31.39	29	28 61	
Ячмень (Hordeum vulgare)	—	4.83	74	5.12	56	8.73	44	7.21	
Фасоль—Осборн	62	11.73	52	17.28	35	20.06	33	27.45	Общее развитие вегетативн. и плодоношение
Горох—Бисмарк	81	16.30	44	20.62	29	28.08	26	33.57	Сильнее на длинном дне
Б. Растения короткого дня									
Просо—Афганское (Panicum miliaceum)	32	13.86	40	11.42	48	10.00	—	6.70	Увеличение числа метелок на коротком дне
Соя харбинская (Soja hispida)	29	20.68	78	27.26	—	21.32	—	23.22	
Конопля средн.-русск. (Cannabis sativa)	31	4.09	34	5.95	45	11.50	—	11.00	
Конопля (Милан)	24	5.37	41	14.06	—	15.76	—	16.18	Сильный вегетативный рост (кущение)
Просо саратовское (Panicum miliaceum)	33	5.10	43	15.83	49	17.99	63	19.22	То же

Из данных, приведенных в табл. 1, видно, что накопление сухого вещества значительно варьирует и при условии равных внешних условий для фотосинтеза, в зависимости от характера и темпов развития опытных растений. В физиологической литературе довольно широко распространено мнение о прямой зависимости накопления сухого вещества в растениях от продолжительности дневного освещения. Наши данные показывают, что это неверно, что такой простой зависимости не существует. Максимальная величина накопления сухого вещества в нашем опыте для различных растений наблюдалась в различных вариантах опыта, и для каждого варианта нашлось растение, давшее при его условиях наибольшее накопление вещества. Наши данные также показывают недостаточность представлений Любименко, Чеснокова, Чайлахяна и др. о том, что общая продуктивность растения растет только в том случае, если образующиеся в процессе фотосинтеза ассимиляты идут на построение новой ассимилирующей поверхности. Для ряда вариантов нашего опыта, например 4, 5 и 6, 7, мы видим, что наиболее быстрое развитие растений сопровождалось одновременно и более интенсивным накоплением вещества, что привело и к большему конечному урожаю. Морфологический анализ этих вариантов показал, что высокая их продуктивность связана с более мощным развитием репродуктивных органов, плодов и семян (например, у проса образование значительно большего числа метелок на коротком дне и т. д.). Поэтому неправильным является и представление о том, что быстрый переход растений от вегетативного роста к образованию репродуктивных органов всегда приводит к замедлению темпов накопления сухого вещества и снижает конечный урожай растений (Люби-

менко, Чайлахян). Очевидно, фотосинтетическая деятельность растений может возрастать во всех случаях усиленного органообразования, как связанного с образованием листьев — ассимилирующих органов, так и с развитием цветов, плодов и семян — органов потребляющих.

В последнем случае вероятно большую роль играют более интенсивно протекающие процессы оттока ассимилятов из листьев и их усвоения при развитии новообразующихся органов.

Таким образом нужно считать, что накопление органического вещества в растении является сложным биологическим процессом, в котором существенную роль играют по крайней мере следующие основные факторы: а) темп развития растений (длина вегетационного периода в целом и продолжительность прохождения отдельных стадий и фаз); б) соотносительное развитие и рост органов растения и связанное с ним распределение ассимилятов в растительном организме и, наконец, в) интенсивность и продолжительность («рабочего времени») фотосинтеза, а также энергия процессов дыхания. Удельный вес значения этих факторов в определении конечной величины накопления в растении вещества может сильно варьировать в каждом конкретном случае в зависимости от культуры (наследственной природы растений) и условий произрастания.

В связи с проблемой углекислотного удобрения растений особый интерес представлял вопрос о роли фактора интенсивности фотосинтеза, т. е. способности растений с большей или меньшей энергией усваивать углекислоту. Наши опыты показали, что растения при постоянной длительности рабочего времени фотосинтеза могут накапливать различные количества сухого вещества. Отсюда напрашивался вывод о возможности изменения у растений интенсивности фотосинтеза в зависимости от особенностей их развития. Но в современной литературе по фотосинтезу, например, в сводках Спера, Любименко и др., мы не могли найти прямых и положительных указаний по этому вопросу. Наоборот, ряд исследователей пришел к выводу об отсутствии закономерной связи между накоплением у растений сухого вещества и интенсивностью их фотосинтеза. Так, например, Тагеева, исследовавшая вопрос о взаимозависимости фотопериодизма и фотосинтеза, пришла к выводу об отсутствии какой-либо закономерной связи между этими явлениями, хотя в ее опытах растения различных вариантов сильно различались как по развитию, так и по накоплению сухого вещества.

Для того, чтобы разобраться в действительном положении вещей, нами было предпринято специальное исследование над интенсивностью («энергией») фотосинтеза растений в процессе их индивидуального развития.

2. Изменения в фотосинтетической деятельности растений в процессе их роста и развития

Процесс фотосинтеза является источником накопления в растении органического вещества, а последнее определяет собой конечный урожай, приносимый растением. Связь между фотосинтезом и урожаем представляет собой чрезвычайно сложное явление, и поэтому прямой зависимости между синтезом в растении органического вещества и конечной величиной его накопления — урожаем не существует. Исследования показали, что накопление органического вещества представляет собою результат ряда физиологических процессов, идущих в растительном организме и вступающих между собой в сложное взаимоотношение.

Наряду с первичным синтезом органического вещества, протекающим в зеленом листе, существенное значение для величины накопле-

ния вещества в растении имеет процесс дыхания и его интенсивность. В процессе дыхания растения тратят значительные количества органического вещества, и эти траты могут быть настолько велики, что интенсивно фотосинтезирующие растения все же теряют в весе, как это имеет место, например, при слишком интенсивном росте.

В предыдущем разделе, где рассматривался вопрос об основных факторах накопления в растении органического вещества, мы пришли к выводу, что здесь, наряду с продолжительностью рабочего времени и интенсивностью фотосинтеза, большую роль играют особенности индивидуального развития растительного организма, а именно: темпы этого развития (длина вегетационного периода), соотносительное развитие органов и связанное с этим распределение (отток) ассимилятов в растении.

В нашей физиологической литературе широко распространено представление, первоначально разработанное Любименко, о малом значении фактора интенсивности фотосинтеза для накопления органического вещества и урожайности растений. И наоборот, большое значение по почину Костычева придается продолжительности «рабочего времени» фотосинтеза и особенно направлению оттока ассимилятов. Любименко считал, что в случае использования растением ассимилятов на построение новой листовой, ассимилирующей поверхности, продуктивность фотосинтеза растет, при расходовании же их на построение непроизводящих органов — корней, стеблей, цветов, плодов и проч. — продуктивность падает.

В предыдущем разделе нами была показана недостаточность этого представления и установлен факт повышенной продуктивности у растений с мощным развитием репродуктивных органов, плодов и семян. Нами было установлено, что продуктивность растения возрастает во всех случаях, когда создаются условия, благоприятствующие интенсивному оттоку ассимилятов на основе использования их в процессе закладки и развития новых органов растения.

Представлению о незначительной роли фактора интенсивности фотосинтеза в определении продуктивности растений способствовало также мнение о том, что фотосинтез, как процесс, лежащий в основе образования урожая растений, находится в устойчивом минимуме. Это мнение было основано на работах многочисленных исследователей, установивших, что содержание углекислоты, т. е. единственного источника углеродного питания растения, в воздухе является минимальным и что искусственное повышение ее концентрации (до 1—2%) всегда приводит к повышению урожайности растений (Тимирязев, Годлевский, Крейслер, Броун, Фишер, Вильштеттер и Штоль, Люндегорд, Благовещенский, Дорохов и др.). Отсюда был сделан вывод об ограничивающем значении для фотосинтеза низкой концентрации углекислоты в воздухе. Диаметрально противоположную точку зрения развивал Костычев и его ученики (Чесноков, Базырина и др.), которые считали, что фотосинтез не находится в минимуме, что содержание углекислоты в атмосфере вполне достаточно и близко к оптимальному. Костычев и его школа полагали и пытались экспериментально доказать, что повышение концентрации углекислоты в воздухе не дает повышения интенсивности фотосинтеза и что «урожай растения в основном связан не с фотосинтезом, а с ростовыми функциями и, в первую очередь, с развитием листовой поверхности растения» (Чесноков и Базырина).

Таким образом в настоящее время по основному вопросу теории и практики воздушного углеродного питания растений мы имеем крайне противоречивые представления. Одни исследователи — Тимирязев, Вильштеттер и Штоль, Люндегорд и др. — утверждают, что урожайность растений определяется в значительнейшей мере интенсивностью фотосинтеза, которая, в свою очередь, лимитируется главным образом

низким содержанием углекислоты в воздухе, другие — Костычев, Чесноков, Базырина и др. — считают, что фотосинтез не ограничивает урожайности растений и не находится в минимуме. Практически же оба направления не придают существенного значения фактору интенсивности фотосинтеза в определении урожая, и только Тимирязев полагал, что интенсификация фотосинтетической деятельности листа может радикально повысить продуктивность растения и в конечном счете его урожай.

Для выяснения вопроса о действительном значении интенсивности фотосинтеза для продуктивности растений прежде всего нужно было установить, насколько она может изменяться на протяжении жизни растения в зависимости от его возраста и периодов развития. Нужно было проверить, действительно ли для каждого вида или сорта растений мы имеем некую среднюю величину интенсивности фотосинтеза, которая варьирует от некоторого максимума только в сторону понижения, под влиянием неблагоприятных факторов среды.

Если бы это подтвердилось, то нужно было бы считать, что интенсивность фотосинтеза — действительно мало существенный фактор при определении продуктивности растения и что здесь решающую роль играют другие условия.

В связи с вышеизложенным было предпринято исследование над изменением интенсивности фотосинтеза в процессе роста и развития различных растений, причем для целей управления их развитием был применен метод фотопериодического воздействия. Для того, чтобы при изучении интенсивности фотосинтеза растений, находящихся в различных фазах индивидуального развития, исключить влияние различной продолжительности дня, связанной с фотопериодическим воздействием, мы пользовались так наз. методом фотопериодической индукции. Сущность этого метода фотопериодического воздействия состоит в том, что растения в течение некоторого времени выдерживаются при той или иной длине дня, соответствующей их фотопериодической принадлежности, а затем переносятся на общий режим освещения с контролем, и все сравнительные определения (в нашем случае интенсивности фотосинтеза) ведутся уже для всех вариантов опыта при одних и тех же условиях.

Применение метода фотопериодической индукции отличает наше исследование от всех ему предшествовавших в этом направлении, так как другие авторы, изучая, например, зависимость фотосинтеза от фотопериодизма, вели свои сравнительные определения интенсивности фотосинтеза на растениях, находящихся при различных условиях продолжительности освещения. Поэтому их данные имеют крайне противоречивый характер и им не удалось установить каких-либо определенных закономерностей (Тагеева, Робинс и др.). Неудача наших предшественников была обусловлена тем, что применяемая ими методика постановки опытов давала им сложное переплетение двух различных явлений: во-первых, непосредственного влияния длины дня на ход фотосинтеза и отток ассимилятов и, во-вторых, — собственно фотопериодической реакции растений и ее влияния на ход физиологических процессов в растении.

Схема наших опытов по влиянию различной продолжительности дня на интенсивность фотосинтеза и дыхания растений была построена по следующему принципу: растения короткого и длинного дня подвергались в течение 10—20—30 дней фотопериодическому воздействию, выдерживаясь на 10, 12 и 16-часовом дне, а затем переносились на естественной продолжительности день, где до начала определений фотосинтеза они находились в течение 10—15 дней для полного выравнивания условий. Определение интенсивности фотосинтеза производилось обычным газометрическим методом в токе воздуха, с при-

менением щелочных поглотителей для углекислоты. В качестве опытных растений были использованы — перилла (Perilla nankinensis), хризантема (сорт — Мария белая) и сальвия красноцветная (Salvia splendens) из группы короткодневных растений и ячмень (сорт Винер) и овес (сорт — Золотой дождь) — из группы длиннодневных.

Результаты опытов представлены в табл. 2.

Таблица 2

Влияние продолжительности дня при фотопериодической индукции на энергию фотосинтеза и дыхание растений короткого и длинного дня

Название растения и его фотопериодическая принадлежность. Продолжительность периода индукции	Энергия фотосинтеза и дыхания в мг CO_2 на 1 $дм^2$ в час при различной продолжительности дня периода фотопериодической индукции (в часах)											
	дыхание						фотосинтез					
	10		12		16		10		12		16	
	в мг CO_2	в %	в мг CO_2	в %	в мг CO_2	в %	в мг CO_2	в %	в мг CO_2	в %	в мг CO_2	в %
А. Растения короткого дня												
1. Перилла (Perilla nankinensis), индукция — 12 дн.	**5.82**	100	3.11	53	2.84	49	**11.11**	100	9.47	85	8.45	76
2. Перилла (Perilla nankinensis), индукция — 11 дн.	**5.37**	100	3.06	57	1.73	32	**9.32**	100	6.69	72	2.95	32
3. Перилла (Perilla nankinensis), индукция — 21 дн.	**2.34**	100	2.01	86	1.12	48	**7.22**	100	6.45	89	3.93	54
4. Хризантема (сорт Мария белая), индукция — 10 дн.	**1.95**	100	—	—	1.96	54	**6.93**	100	—	—	5.92	85
5. Хризантема (сорт Мария белая), индукция — 10 дн.	**3.33**	100	—	—	3.12	94	**7.02**	100	—	—	6.63	94
6. Сальвия спленденс (Salvia splendens) индукции 10 дн.	**7.72**	100	3.93	51	1.80	23	**12.71**	100	9.46	74	5.13	40
7. Сальвия спленденс (Salvia splendens), индукция — 18 дней	**8.87**	100	5.36	60	2.00	22	**13.05**	100	11.22	86	4.63	35
Б. Растения длинного дня												
8. Ячмень (сорт Винер), индукция — 27 дн.	3.00	50	3.31	55	**5.98**	100	4.83	39	8.93	68	**12.33**	100
9. Ячмень (сорт Винер), индукция — 27 дн.	2.15	62	—	—	**4.17**	100	6.44	61	—	—	**10.49**	100
10. Овес (Зол. дождь.)	4.09	53	5.33	69	**7.72**	100	8.21	45	1.357	75	**18.04**	100

Из рассмотрения приведенных данных видно, что интенсивность фотосинтеза и дыхания короткодневных растений (перилла, хризантема и сальвия спленденс) при индуцировании коротким днем, ускоряющим их развитие, значительно и вполне закономерно возрастает, а для растений длинного дня наблюдается обратное соотношение, т. е. у них интенсивность фотосинтеза и дыхания возрастает при индукции длинным днем, ускоряющим их развитие.

Наши наблюдения показали также, что возрастание интенсивности фотосинтеза и дыхания при фотопериодическом воздействии имело место только в тех случаях, когда период индукции оказывался достаточным для ускорения развития опытных растений. Следовательно эффект возрастания интенсивности газообмена у растений в наших опытах был связан именно с ускорением их развития, с переходом их от вегетативного роста к образованию репродуктивных органов.

Этот вывод был нами проверен в специально поставленных опытах по определению интенсивности фотосинтеза и дыхания у растений,

находящихся на различных фазах развития в результате посева в различные сроки.

Результаты одной из серий этих опытов приводим в табл. 3.

Таблица 3

Сравнительная интенсивность фотосинтеза и дыхания растений в различные фазы развития

Название растения	Интенсивность фотосинтеза и дыхания в мг CO_2 на дцм^2 в 1 час					
	дыхание			фотосинтез		
	вегет. рост.	бутонизация	цветение	вегет. рост	бутонизация	цветение
Перилла (Perilla nankinensis)	1.73	2.76	3.16	4.94	6.39	8.69
Хризантема (Мария белая) 1-ый опыт	2.27	3.43	5.72	7.75	8.28	10.64
Хризантема (Мария белая) 2-ой опыт	1.95	2.58	1.30	5.13	7.75	5.26
Огурцы (сорт Неросимые)	2.45	3.72	4.97	8.10	8.80	11.23
Баклажаны (сорт Карлик)	2.25	4.05	3.77	5.00	8.45	6.91
Картофель (сорт Вольтман)	2.00	3.37	4.22	6.03	7.06	9.52
Картофель (сорт Эпикур)	1.92	3.04	3.95	5.36	6.59	8.92

Приведенные здесь данные полностью подтверждают выводы, сделанные на основе предыдущих опытов с применением фотопериодического воздействия в качестве фактора управления развитием растений.

На основании наших опытов нужно сделать вывод о закономерном изменении интенсивности фотосинтеза и дыхания растений в процессе их индивидуального развития.

Все бывшие в нашем опыте растения обнаружили газообмен повышенной интенсивности в период образования репродуктивных органов, причем интенсивность фотосинтеза возрастала в большей мере, чем интенсивность дыхания. Сравнивая полученные нами данные по изменению интенсивности усвоения растениями углерода в различные периоды их жизни с аналогичными данными по поступлению в растения минеральных элементов, мы высказываем положение о существовании критических периодов углеродного питания растений, т. е. период максимальной потребности растительного организма в углероде.

Это положение и легло в основу наших опытов по сравнению эффективности применения углекислотного удобрения при внесении его в различные периоды жизни растений. Дальнейшее изучение вопроса о значении изменений интенсивности фотосинтеза в процессе накопления в растении органического вещества и в конечном счете для образования урожая привело нас также к вопросу о факторах, лимитирующих интенсивность фотосинтеза.

Как было уже выше сказано, в настоящее время известен ряд таких лимитирующих факторов для интенсивности фотосинтеза, как-то: специфическая энергия фотосинтеза, присущая каждому растительному виду или сорту (Мюллер), содержание углекислоты в воздухе, накопление ассимилятов в тканях листа, так назыв. «подпор», и многие другие условия, не менее существенные, чем вышеназванные. Из всех перечисленных факторов, ограничивающих фотосинтез, наиболее хорошо изучено влияние накопления ассимилятов. Еще Буссэнго в своих опытах с фотосинтезом у отрезанных листьев, т. е. листьев, лишенных возможности оттока, образующихся при фотосинтезе ассимилятов, нашел, что в этом случае фотосинтез довольно быстро уменьшается и затем полностью приостанавливается. Это дало ему возможность высказать

положение о существовании предела для накопления ассимилятов в листьях, далее которого оно не может итти и при достижении которого фотосинтез прекращается. Данные Буссэнго были далее подтверждены работами ряда исследователей (Сапожников, Генрици, Курсанов и др.). В последнее время интересные исследования по этому вопросу были выполнены Курсановым, который создавал искусственные препятствия для оттока ассимилятов (кольцевание) и получал сильное угнетение фотосинтеза; и наоборот, препятствуя притоку ассимилятов в развивающиеся плоды, получил сильное повышение интенсивности фотосинтеза у этих нормально почти не фотосинтетирующих органов растения. Большое значение оттока ассимилятов для величины интенсивности фотосинтеза подтверждается также опытами Любименко и Курсанова (а затем и ряда др. исследователей), показавших, что при удалении с растения части листьев (например, у сахарной свеклы в опытах Курсанова) интенсивность фотосинтеза у остающихся может значительно повыситься, очевидно, за счет улучшения условий оттока.

Представлялось интересным выяснить вопрос о значении оттока ассимилятов для интенсивности фотосинтеза с точки зрения количественной оценки лимитирующего значения этого фактора. Таких данных в работах наших предшественников мы найти не могли. Работа с удалением с растений части листьев давала повышение фотосинтеза у оставшихся на растении листьев не свыше, чем на 10—15%, данные по повышению фотосинтетической деятельности у плодов, достигшей

Таблица 4

Влияние частичного затемнения растений (этиоляция) на фотосинтез и дыхание нормально освещаемых листьев

Название растения и продолжительность затемнения	Интенсивность фотосинтеза и дыхания в мг CO_2 на 1 дм^2 в 1 час					
	Дыхание			Фотосинтез		
	контроль в мг CO_2	опыт в мг CO_2	в % к контр.	контроль в мг CO_2	опыт в мг CO_2	в % к контр.
А. Определение фотосинтеза на электрическом свете (2400 люксов)						
1. Махорка (Nicotiana rustica). Этиоляция 1 сутки	2.13	2.66	1·24	2.77	7.46	272
2. То же. Этиоляция 2 суток	0.88	0.82	97	5.46	8.29	152
3. То же. Этиоляция 5 суток	0.48	0.84	100	1.68	4.71	282
4. Баклажаны (сорт Карлик). Этиоляция 1 сутки	3.06	3.01	101	4.08	6.14	150
5. То же. Этиоляция 2 суток	2.03	2.25	112	2.75	4.48	167
6. То же. Этиоляция 4 суток	3.06	3.29	109	4.08	5.98	146
Б. Определение фотосинтеза на естественном свете (20—25 тыс. люксов)						
7. Картофель (сорт Эпикур). Этиоляция 2 суток	17.22	19.09	111	20.44	86.80	425
8. То же. Этиоляция 3 суток	13.48	8.41	63	19.00	111.56	590
9. То же. Этиоляция 5 суток	15.35	7.00	46	26.67	79.29	119

уровня, свойственного листьям, при их кольцевании также не могли дать ответа на наш вопрос. Важно было провести эту работу на листьях.

В качестве подхода к решению интересующего нас вопроса был поставлен ряд специальных опытов. Методика их состояла в следующем: для опыта брались растения махорки, хризантемы, баклажанов и некоторые другие, накрывались колпаками из непрозрачного материала, и только 1—2 листа с каждого растения выпускались наружу через специальные отверстия в колпаках. Опытные растения выдерживались под колпаками в течение некоторого времени, различной продолжительности, подвергаясь этиоляции, а листья, выпущенные из-под колпаков, но соединенные со своими материнскими растениями, находились у всех растений при одинаковых условиях (температуры, влажности и освещения). Контролем служили такие же растения, но не покрывавшиеся колпаками. Следовательно, мы имели в опыте ряд листьев, находящихся при одинаковых условиях освещения, температуры и влажности и различающихся только по состоянию своих материнских растений, подвергавшихся этиоляции в течение различных промежутков времени. Определение интенсивности фотосинтеза и дыхания у этих листьев дало результаты, приведенные в табл. 4.

Полученные нами данные свидетельствуют об исключительном значении оттока для величины интенсивности фотосинтеза, так как полученные нами величины усвоения углекислоты превосходят аналогичные данные, полученные другими исследователями для нормально ассимилирующих растений хотя бы и в самых благоприятных условиях.

3. Сравнительная эффективность углекислотного удобрения при внесении его (газации) в различные периоды развития растений

Еще со времени исследований Тимирязева, Годлевского, позднее подтвержденных и развитых в работах Крейслера, Броуна, Фишера, Стольфельта, Вильштеттера и Штоля, Люндегорда и др. исследователей, было установлено, что при повышении содержания углекислоты в воздухе увеличивается интенсивность фотосинтеза и урожайность растений. Данные этих исследований впоследствии были перенесены в условия производственной культуры растений тепличного хозяйства. Впервые это было сделано Броуном и Эскомбом, но не дало положительных результатов, так как эти авторы применяли углекислоту, не очищенную от вредных для растений газообразных примесей. Положительное действие углекислоты на урожайность растений было показано на ряде растений в 1904 году Демусси. Промышленное применение углекислоты в качестве воздушного удобрения растений тепличной культуры впервые успешно осуществили в 1914 г. Клейн и Рейнау, которые в своих опытах получили повышение урожайности для овощных растений на 50—80%. В настоящее время эффективность углекислотного удобрения растений является твердо установленной и неоднократно подтвержденной как в лабораторных, так и хозяйственных условиях выращивания растений. В оранжерейном и тепличном хозяйствах за границей метод углекислотного удобрения растений получил довольно широкое распространение, а у нас в СССР опыты по воздушному удобрению овощных культур успешно проводятся в Институте овощного хозяйства (Дорохов). В результате изучения различных способов углекислотного удобрения было установлено, что оптимальной концентрацией CO_2 является для большинства культур 0,3% (т. е. десятикратное повышение по сравнению с нормальной концентрацией — 0,03% — в воздухе), что углекислоту достаточно давать 2 раза в день в течение нескольких часов; желательно в утренние

часы и во вторую половину дня для жаркого времени года (весна и лето). И тем не менее высокоэффективный прием удобрения углекислотой еще не нашел себе широкого применения, которого он безусловно заслуживает.

Основным вопросом развития практики углекислотного удобрения сейчас является вопрос о дешевых и технически легко эксплоатируемых источниках получения углекислоты.

Обычная компримированная, так называемая пищевая, углекислота еще очень дорога, мало транспортабельна (значительный вес металлических баллонов), и получение ее связано со специальным производством. Все попытки утилизации для углекислотного удобрения газовых отходов промышленных предприятий с высоким содержанием углекислоты (дымовые газы, отходы химической промышленности и проч.) не дали желаемых результатов, так как очистка этих продуктов от вредных примесей (сернистые газы, CO, сажа и частицы несгоревшего топлива) технически сложна и дорого обходится.

В настоящее время Энергетическим ин-том Академии Наук СССР (лаборатория каталитического горения, рук. Равич М. Б.) найдено удовлетворительное решение проблемы дешевого и технически удобного источника углекислотного удобрения, благодаря чему открываются большие возможности в деле развития применения воздушного удобрения растений в культуре закрытого грунта. Для получения углекислоты предложено воспользоваться методом так наз. каталитического (или беспламенного) горения. При этом способе сжигания самых различных видов топлива (дрова, мазут, горючие газы и пр.) дымовые газы совершенно не содержат продуктов неполного сгорания и могут благодаря этому быть утилизированы для целей углекислотного удобрения растений непосредственно, т. е. без предварительной очистки. Печи каталитического горения просты по своему устройству и дешевы в эксплоатации, их энергетическая (и экономическая) эффективность не только не уступает, но может превосходить другие существующие системы топок. Эти печи могут быть установлены в любом тепличном хозяйстве для нормального их обогрева и одновременного получения дымовых газов с высоким содержанием углекислоты до 15% и могущих быть использованными непосредственно для целей воздушного удобрения. Вполне целесообразной явится также установка небольших печей каталитического горения специально для получения углекислотного удобрения. При наличии такого источника углекислотного удобрения наиболее важной задачей, стоящей сейчас перед физиологическим исследованием, в области способствования развитию практического применения углекислотного удобрения растений, является вопрос о сроках внесения углекислотного удобрения и сочетания его с дополнительным электроосвещением в течение осенне-зимнего периода года. Наши исследования в области возрастных и стадийных изменений в фотосинтетической деятельности растений и в общем процессе накопления органического вещества привели к выводу о наличии в развитии растений периодов с различной потребностью в углеродном питании и характеризующихся различной степенью интенсивности фотосинтеза. Поэтому мы поставили себе задачей выяснить возможность применения нового вида углекислотного удобрения — отбросных газов каталитического горения — и одновременно установить не только общее их влияние на растения, но и наиболее эффективные сроки применения.

Таким образом мы хотели разработать для углеродного питания растений метод срокового внесения удобрения подобно тому, что в последнее время нашло широкое распространение в деле минерального питания растений в форме метода так наз. подкормок. И как в основе метода подкормок минеральными веществами, так и в основе приема периодического внесения углекислотного удобрения лежит изменяю-

щаяся в процессе роста и развития растений потребность их в элементах питания.

Наши опыты по сроковому внесению углекислотного удобрения проводились с отбросными газами каталитического горения московского городского газа следующего состава:

CO_2	14,6%
O_2	0,0—0,2%
N	75,4%
CO	0,0%

Состав продуктов горения контролировался аппаратом «ОРСА», причем специальной микрохимической методикой констатировалось отсутствие окиси углерода. Газ получался из лаборатории каталитического горения Энергетического ин-та Академии Наук СССР, в тесном контакте с которой была проведена вся эта работа. Газ каталитического горения до постановки основных опытов был проверен в лабораторных условиях, для чего были поставлены контрольные опыты по сравнению его действия на фотосинтез с обычной пищевой углекислотой. Приводим данные, полученные в одном из опытов по сравнению зависимости интенсивности урожайности от концентрации CO_2 для газа каталитического горения и чистой пищевой углекислоты.

Таблица 5

Зависимость интенсивности фотосинтеза от концентрации CO_2

Концентрация CO_2 в V %	Интенсивность фотосинтеза в мг на 1 дм² в час			
	чистая углекислота		отбросный газ каталитического горения	
	овес	гортензия	овес	гортензия
0.03	8.2	10.3	7.5	11.0
0.09	15.2	14.6	14.4	14.3
0.15	17.5	16.4	17.0	15.8
0.20	—	18.0	—	17.9
0.35	—	20.2	—	21.4

Из табл. 5 видно, что действие дымового газа каталитического горения вполне сходно с действием чистого углекислого газа. Какого-либо вредного или другого побочного действия газа каталитического горения в этих опытах не было замечено. Дополнительные опыты по определению интенсивности дыхания в присутствии газов каталитического горения также показали их безвредность и для этого процесса. Основные опыты по углекислотному удобрению проводились в теплицах института вегетационным методом на значительном наборе культур. Углекислотное удобрение вносилось как в различные периоды развития опытных растений, так и в течение всего вегетационного периода. Контролем служили неудобренные растения.

Содержание углекислоты в опытных камерах дозировалось по расчету на их объем и контролировалось при помощи периодических газометрических определений. Концентрация CO_2, поддерживаемая в опытных камерах, обычно колебалась на протяжении дня в пределах между 0.1 и 0.2%. Переходим к изложению и анализу данных, полученных нами по урожайности растений, подвергшихся воздушному удобрению газом каталитического горения в течение всего вегетационного периода.

Таблица 6

Влияние воздушного удобрения газом каталитического горения на урожайность растений

Вариант опыта	Вес сухого вещества с 1 растения в г и в % к контролю					
	фасоль «Золотая гора»		фасоль — Русская белостручная		баклажаны — Карлик	
	вес в г	% к контролю	вес в г	% к контролю	вес в г	% к контролю
Контроль (без газации) . .	7.0	100	4.8	100	81.3	100
Опыт — газация в течение всего вегетационного периода	10.7	**155**	12.5	**260**	107.2	**130**

Из приведенных в табл. 6 данных видно, что воздушное удобрение газом каталитического горения дало вполне удовлетворительные результаты. Далее были проведены опыты по внесению углекислотного удобрения в различные периоды развития растений. Такая постановка опытов имела целью установить периоды наибольшей отзывчивости растений на углекислотное удобрение и выяснить вопрос о возможном существовании критических периодов воздушного питания растений.

Приводим полученные в результате этих опытов данные по сравнительной эффективности внесения углекислотного удобрения в различные фазы развития растений и на протяжении всего вегетационного периода (табл. 7, 8 и 9).

Таблица 7

Влияние сроков воздушного удобрения на рост и развитие растений фасоли — сорт Московская белостручная

Вариант опыта	Высота растен. в см	Число листьев на 1 растение	Вес 1 раст.		Вес стручков	
			в г	в %	в г	в %
Контроль	45.2	6.3	12.2	100	4.8	100
Газация в течение всего вегетационного периода 62 дней	41.0	12.6	32.7	268	12.5	260
Газация от всходов до начала цветения — 26 дней	41.2	7.0	19.3	158	7.7	160
Газация от начала цветения до конца вегетационного периода — 26 дней	43.6	12.7	24.1	197	7.6	179

Из рассмотрения вышеприведенных таблиц можно видеть, что для культуры фасоли сортов Московская белостручная и «Золотая гора» и конопли Среднерусская наиболее эффективной оказалась подкормка углекислотой в период развития растений, от начала цветения до конца вегетации. При газации растений в этот период они дали прирост, накопление массы органического вещества и урожайность, не уступающую или незначительно уступающую варианту с газацией в течение всего вегетационного периода.

Таблица 8

Влияние сроков воздушного удобрения на рост и развитие растений фасоли—сорт «Золотая гора»

Вариант опыта	Число листьев на 1 растение	Вес 1 раст. (надземной части)		Вес стручков 1 растения	
		в г	в %	в г	в %
Контроль	10	12.5	100	7.0	100
Газация в течение всего вегетационного периода (55 дней)	16	20.7	165	10.7	155
Газация от всходов до начала цветения (30 дней)	13.5	16.1	128	7.9	113
Газация от начала цветения до снятия растений (26 дней)	10	22.0	176	11.5	164

Таблица 9

Влияние сроков воздушного удобрения на рост и развитие растений конопли (сорт Среднерусская)

Вариант опыта	Высота растения, в см	Число листьев на 1 растение	Вес 1 растения	
			в г	в %
Контроль	76.5	17.2	2.8	100
Газация в течение всего вегетационного периода (68 дней)	117.5	22.5	4.5	161
Газация от всходов до начала цветения (38 дней)	109.5	22.0	4.5	161
Газация от начала цветения до конца вегетации (30 дней)	115.0	23.5	4.6	164

Для оценки результатов этих опытов важно учесть, что продолжительность времени газации при варианте — газация от начала цветения до конца вегетационного периода — всегда, по крайней мере, в два раза была меньше, чем продолжительность газации в варианте — газация в течение всего вегетационного периода. Следовательно, можно считать установленным, что в период от начала цветения у вышеуказанных растений идет особенно интенсивное усвоение углерода. Этот вывод совпадает с нашими данными по усилению интенсивности фотосинтеза при переходе растений от вегетации к образованию репродуктивных органов, плодов и семян.

В результате влияния газации на сроки и др. особенности развития растений было отмечено на ряде культур (горох, баклажаны, конопля и др.) растягивание и более интенсивное прохождение фазы цветения, хотя существенных изменений в сроках наступления (начала) цветения не наблюдалось. Исключение составил только один случай с культурой овса (сорт «Победа»), когда опытные (т. е. газируемые) растения дали цветение на 8—9 дней ранее контроля. Для бывших в опыте злаков: овес, пшеница, было отмечено благоприятное действие газации в ранний период развития, вызывавший более интенсивное, чем в контроле, кущение, которое затем сказывалось и на повышении урожая.

Во всех случаях газации опытные растения были более мощными по своему развитию, нежели контрольные.

Данные наших опытов дали подтверждение представлению о существенном значении для эффективности углекислотного удобрения сроков внесения углекислоты как с точки зрения повышения урожайности, так и в смысле экономии газа (сокращение периода газации).

Институт физиологии растений
имени К. А. Тимирязева
Академия Наук СССР

Поступило
9.II.1939

ЛИТЕРАТУРА

Дорохов Н. М., Тр. лабор. агрох. и биох. овощей, ВАСХНИЛ, 1936.
Дорохов Н. М., ДАН XXI, № 1—2, 1938.
Любименко В. Н., Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире, 1935.
Равич М. Б., Изв. Энергет. ин-та АН СССР, т. V, 1937.
Сапожников В. В., Образов. углеводов в листе и передвижение их, 1890.
Тагеева С. В., Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, 27, № 5, 1931.
Чайлахян М. Х., Гормональная теория развития растения, 1937.
Чесноков В. А. и Базырина Н. Е., Тр. Петергофск. биологическ. ин-та, № 9, 1932.
Boussingault, Agrochimie, Chimie agricole et Physiologie, v. 3, 1864.
Brown H. T. and Escombe F., Proc. Roy. Soc., Ser. B, v. 70, 1902.
Demoussy E., Compt. rend., v. 139, 1904.
Fischer H., Gartenflora, Bd. 61, 1912.
Godlewski E., Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg., Bd. 1, 1873.
Henrici M., Verhandl. d. nat.-forsch. Ges. Basel, Bd. 32, 1921.
Kisselew N. N., Beitr. z. Bot. Zentralbl., Bd. 1, 32, 1914.
Kreusler U., Landwirtschaftl. Jahrb., Bd. 14, 1885.
Kurssanow A. L., Planta, Bd. 20, 1933.
Kurssanow A. L., Planta, Bd. 22, 2, 1934.
Lundegordh H., Der Kreisl. d. Kohlens. in d. Natur., 1924.
Müller A., Jahrb. f. wiss. Bot., XL, 1904.
Saposchnikoff W., Ber. d. d. Bot. Ges., 8, 1890.
Spoehr H. A., Photosyntesis, 1926.

V. M. KATUNSKY. CHANGES IN THE PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF PLANTS DURING THEIR GROWTH AND DEVELOPMENT AS RELATED TO THE PROBLEM OF CARBON-DIOXIDE FERTILIZATION

SUMMARY

With the aim of ascertaining the most effective times and the optimum duration of application to various crop plants of carbon-dioxide fertilization we studied the changes in the photosynthetic activity of the plants during their growth and development. The principal experiments were made with a new type of carbon-dioxide fertilization by smoke gases from catalytic (or flameless) combustion with a CO_2 content as high as 15 per cent. This new method of obtaining carbon-dioxide fertilizer by catalytic combustion of various kinds of fuel (fuel gases, fuel oil, wood, etc.) is exceptionally advantageous, since it is a highly effective and economical source of power and at the same time gives a gaseous product with an adequately high content of carbon dioxide and a complete absence of injurious admixtures of products of incomplete combustion. During the course of the investigation tests and observations were made of the dependence of the photosynthesis of the plants on the processes of their growth and development and also as to the application of carbon-dioxide fertilization at different periods of development with the aim of elucidating the comparative effectiveness.

As a result of our investigation we have arrived at the following conclusions:

I. (a) The accumulation of organic substances in plants is determined not only by such factors as the length of the «working day» and the intensity of photosynthesis but also by peculiarities of growth

and development, the length of the vegetative period (rate of development), the relative development of separate organs of the plant, and the direction of the outflow of assimilants connected therewith. The relative share of these factors in determining the final amount of organic substances accumulated may vary greatly in each separate case, which constitutes one of the necessary conditions enabling plants to adapt themselves to changing conditions of environment during their individual development.

(b) An increased accumulation of organic substances in plants is observed in all cases of intensive formation and development of organs, both of leaves, producing organs, and of flowers, fruits, and seeds, consuming organs. This is correlated with the greater outflow of assimilants from the leaves which takes place in such cases, and leads to an increase in the intensity of photosynthesis.

II. (a) The intensity of photosynthesis and respiration in plants undergoes regular changes during their individual development. It has been established that there is an increase in the energy of gas metabolism, both of respiration and of photosynthesis, during the period of transition from vegetative growth to the formation of reproductive organs.

(b) It was shown that it is possible to increase considerably (up to 590%, as compared with the control) the intensity of photosynthesis by creating for the assimilating leaves of a plant conditions of an increased outflow of assimilants by the method of etiolation of the maternal plant. By this method the intensity of photosynthesis has been increased to as much as 11.1 gr. per sq. m. per hour, which considerably exceeds that obtained by other investigators (*e. g.*, Kostychev).

III. (a) It was found that smoke gases from catalytic combustion are entirely suitable for purposes of atmospheric fertilization of plants.

(b) Experiments on fertilization with carbon dioxide at different phases of development of various plants (beans, peas, hemp, oats, etc.) showed that there are periods when plants are more responsive to conditions of carbon nutrition and that the application of atmospheric fertilization during these periods results in the greatest increase in general vigor of development and in yield. For beans, peas, and hemp the greatest effect is obtained by the application of atmospheric fertilization at the phase of development when the flower-buds are just beginning to form, and for oats at the tillering stage.

(c) The best time to apply carbondioxide fertilization should be established separately for each crop on the basis of a study of changes in its carbon requirements during the process of development. Only such a method of determining the most effective time and optimum duration of carbon-dioxide fertilization can give the best results as regards both increase in yield and rational expenditure of carbon dioxide.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Série biologique — Серия биологическая

Х. Ф. КУШНЕР

СОСТАВ КРОВИ ЛОШАДЕЙ В СВЯЗИ С ИХ РАБОЧЕЙ ПРОИЗВОДИТЕЛЬНОСТЬЮ[1]

(Представлено академиком **Н. И. Вавиловым)**

1. Постановка вопроса, материал и методика

Изучение состава крови лошадей и связи отдельных ее показателей с конституциональными особенностями отдельных пород не перестает привлекать внимания исследователей. Заманчивость подобного рода исследований объясняется той огромной ролью, которую играет кровь в физиологии мышечной деятельности и в сохранении в организме кислотно-щелочного равновесия. В частности, и наши исследования состава крови лошадей включают анализы на такие ее компоненты, которые, в первую очередь, ответственны именно за эти важнейшие функции крови.

Большинство работ, посвященных исследованию состава крови лошадей, касается, главным образом, породных различий по гематологическим показателям ([13, 19, 21, 22, 24, 26, 31, 32, 33, 47]) или их изменений во время работы и отдыха лошадей ([9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 18, 23, 25, 29, 31, 38, 39, 41]). Вывод, к которому приходят авторы, изучавшие породные различия, заключаются в установлении более высоких показателей красной крови у скакунов и рысаков по сравнению с лошадьми рабочего типа. Интересное направление, в отношении выяснения связи типа телосложения лошадей и картины их крови, развивает В. И. Зайцев ([3, 4]). Им показано закономерное увеличение оснащения красной крови в направлении от лошадей пикнического типа к астеническому.

На очередь дня встали исследования связи между картиной крови лошадей и их рабочей производительностью. Работ в этом направлении совсем немного. М. А. Ветухов ([2]) на 29 рабочих лошадях показал, что повышению показателей красной крови определенным образом соответствует и увеличение их рабочей производительности. Что же касается исследования состава крови скакунов, проведенного коллективом авторов зоотехнической станции НКЗ Грузии ([13]), то в разработке раздела, касающегося связи показателей крови с резвостью лошадей, авторы допустили крупную методическую ошибку, которая значительно снижает ценность этой работы. Дело в том, что для расчета коэффициентов корреляции между резвостью и показателями красной крови авторы включили в одну группу скакунов разной кровности, разного пола и возраста. Поскольку, однако, существуют определенные возрастные, половые и породные (а также и между метисами разной кровности) различия в показателях красной крови, ясно, что составление общей корреляционной решотки для всех этих животных было недопустимым.

Мы ставили своей задачей выяснение связи между рабочей производительностью скакунов с показателями их крови на однородной в

---

[1] В проведении анализов и обработке материала принимали участие О. Н. Китаева и Х. Б. Альперович.

породном отношении группе животных, с учетом существования определенного возрастного и полового диморфизма и по показателям крови.

Кроме того, помимо проверки межпородных различий по показателям крови, нам хотелось выяснить, имеются ли какие-либо специфические особенности в картине крови у чистокровных скакунов разных генеалогических линий.

С этой целью в летний скаковой сезон 1938 г. с 8-го июля по 18-ое сентября нами было исследовано на содержание гемоглобина, число и размер эритроцитов и щелочность крови 155 чистокровных английских скакунов, прибывших для испытаний на Московский ипподром в большинстве с 60-го и 33-го конзаводов.

Кровь бралась из яремной вены в промежутке времени между 11-ю и 12-ю часами утра. Взятие крови производилось через 2 дня после того, как лошадь скакала на испытаниях; кроме того, по утрам в дни взятия крови лошади обеспечивался полный покой и отдых.

Для сравнения картины крови чистокровных скакунов с таковой у других пород лошадей, на том же Московском ипподроме и при тех же методических условиях были произведены гематологические исследования рысаков и тяжеловозов, а в сентябре 1938 года была исследована небольшая группа лошадей кавалерийского типа (5—8-летнего возраста), участвовавших в конно-спортивных состязаниях.

У некоторых лошадей помимо анализа крови в состоянии покоя исследовались также изменения в показателях крови во время работы (скачки и бега на ипподроме, пробег на большие дистанции, испытание на грузоподъемность) и отдыха.

Содержание гемоглобина определялось в гемометрах Сали, число эритроцитов подсчитывалось в камерах Тома-Цейсса, диаметр эритроцитов — по сухим неокрашенным мазкам при измерении 100 эритроцитов с каждого мазка и щелочность крови — по методу Неводова. Расчеты показателей окислительной и гемоглобиновой поверхности эритроцитов 100 см^3 крови производились по формулам Götze ([26]).

2. Возрастные, половые и межпородные различия по показателям крови

В сводном виде межпородные различия по экстерьеру и исследованным нами показателям крови представлены в табл. 1 и 2. На основании данных таблицы 2 представляется также возможным проследить возрастной и половой диморфизм по этим показателям крови.

Литературные указания о различиях в составе крови у животных разных полов касаются в большинстве своем лишь взрослых половозрелых животных. При этом подавляющее большинство данных, почти по всем млекопитающим, говорит о более высоких показателях крови у самцов ([5, 6, 8, 13, 16, 17, 25, 28, 30, 35, 45]). Что же касается полового диморфизма у исследованных нами животных, то, если базироваться на наиболее многочисленной группе, т. е. на чистокровных скакунах, обращает на себя внимание следующее обстоятельство. В то время как у двухлеток никакой разницы между показателями крови жеребцов и кобыл не наблюдается, у трехлеток этот диморфизм в пользу жеребцов выражен весьма четко. По наиболее комплексному показателю L_{100}, представляющему собой производное от содержания гемоглобина, числа и величины эритроцитов, разница в пользу жеребцов статистически вполне достоверна и равна 6,5%. Принимая во внимание установленное нами ранее в другой работе ([8]) более высокое оснащение крови у молодых жеребят женского пола по сравнению с жеребчиками, мы вправе теперь утверждать, что в результате дальнейшей онтогенетической дифференцировки организма и, в частности, процессов полового созревания показатели крови жеребцов и кобыл в двухлетнем

Таблица 1

Породные различия исследованных лошадей по промерам и живому весу

	n	Высота в холке	Косая длина туловища	Обхват груди	Обхват пясти	Ширина груди	Живой вес, кг
Чистокровные скакуны:							
2-х лет жеребцы	51	159.72	154.58	174.22	19.38	—	439.58
2-х лет кобылы	48	157.16	152.22	173.1	18.58	—	408.22
3-х лет жеребцы	34	161.32	157.05	178.14	19.55	—	456.54
3-х лет кобылы	22	159.78	155.2	176.78	18.05	—	417.94
Рысаки русские:							
2-х и 3-х лет:							
жеребцы	8	163.25	162.6	177.8	19.84	40.6	519.1
кобылы	3	159	158	176	19	40	509
Тяжеловозы:							
Брабансоны 2-х лет, жеребцы	7	158.6	161.5	200.7	24.8	47	716.3
Ардены 2-х лет, жеребцы	6	149	155.2	187.5	21.8	43.2	576.3

возрасте выравниваются, а уже начиная с 3-х лет они становятся более высокими у жеребцов.

Рассмотрение вопроса о возрастной изменчивости показателей крови скакунов несколько осложняется тем обстоятельством, что старшие возрастные группы, и в особенности четырехлетки, в результате отбора при испытаниях в предыдущие годы представлены в среднем значительно лучшими лошадьми, чем впервые попавшие на ипподром двухлетки. Ниже будет показано, что лучшие по резвости лошади имеют и более высокие показатели крови; ясно поэтому, что отбор лошадей в более старшие возрастные группы по резвости одновременно означал и отбор лошадей с лучшим оснащением крови.

Однако, наблюдаемое в группе скакунов-жеребцов повышение с возрастом содержания гемоглобина, числа и величины эритроцитов имеет повидимому и другие причины. Есть все основания полагать ([1, 20, 35, 44]), что тренировка, которой значительно больше подвергались лошади 3- и 4-летнего возраста, является весьма благотворным фактором для стимуляции процессов кроветворения. Только этим, думается нам, можно, в частности, объяснить появление у лошадей старшего возраста более молодых и поэтому более крупных эритроцитов. Кстати укажем, что в нашем исследовании состава крови тяжеловозов Московского ипподрома до и после двухмесячной тренировки мы также обнаружили увеличение за время тренинга величины и числа эритроцитов ([7]).

Мы уже говорили, что в отношении межпородных различий по показателям крови имеется довольно много исследований. Однако, наши данные, поскольку они основаны на сравнительно больших группах животных, позволяют применить при этом биометрические методы сравнения и тем самым воспользоваться более объективными критериями в вопросе о достоверности наблюдаемых различий по составу крови у разных пород лошадей.

В табл. 3 представлены показатели статистической достоверности межпородных различий по отдельным компонентам крови по наибо-

Таблица 2

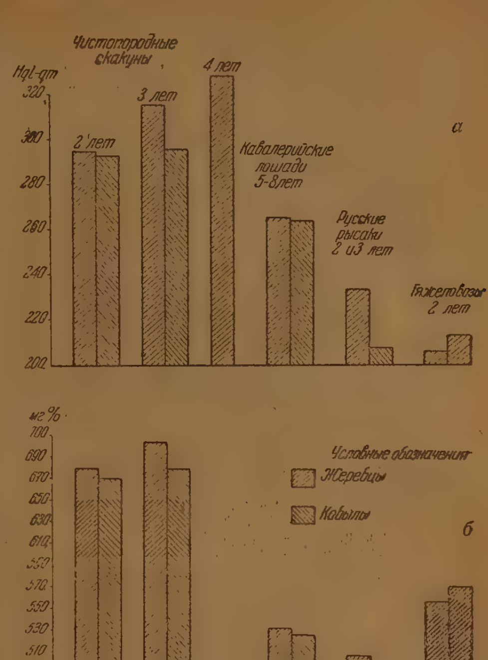
Межпородные различия по составу крови лошадей

	n	R	Du	O_1	O_{100}	V_1	V_{100}	Hgl_{100} по Сали	Hgl_{100} в г	Hgl_1	L_{100}	Al
Чистокровные скакуны:												
2-х лет: жеребцы	47	11.51±0.19	5.4 ∓0.04	65.5	75.4	35.8	41.3	93.72±1.16	16.2	14	297±3.7	673±12.6
кобылы	48	11.56±0.19	5.45∓0.05	66.5	76.7	36.5	42.2	93.8 ±1.01	16.2	14	296±3.18	664±10.6
3-х лет: жеребцы	32	11.8 ±0.22	5.55±0.05	68.6	81.1	37.6	44.5	100.87±1.24	17.4	14.7	318±3.91	698,6±12.3
кобылы	20	11.48±0.29	5.55±0.05	68.6	78.6	37.6	43.2	94.46±1.47	16.35	14.2	298.5±4.65	674 ±15.6
4-х лет: жеребцы	8	12.6 ±0.21	5.6 ±0.06	69.6	87.6	38.4	48.3	105.28±1.82	18.2	14.4	330±5.66	—
Кавалерийские лошади 5—8 лет, участвовавшие в пробеге:												
Жеребцы	4	8.6	5.43	66	56.8	36	31	83.9	14.5	16.8	266	530
Кобылы	5	8.66	5.39	65.5	56.7	35.6	30.8	83.2	14.4	16.6	265	524
Рысаки русские 2-х и 3-х лет:												
Жеребцы	9	9.84±0.28	5.33±0.07	64	63	34.5	34	74.5±2.35	12.9	13.1	233±7.4	506±11
Кобылы	3	8.09	5.44	66.5	53.9	36.5	29.6	63.9	11.05	13.6	207	473
Рысаки русск.-амер. 2-х и 3-х лет:												
Жеребцы	3	9.44	5.47	66.7	63	36.6	34.6	77.3	13.37	14.3	244	517
Кобылы	1	9.82	5.41	65.6	64.4	35.9	35.2	71.8	12.4	12.6	227	430
Тяжеловозы:												
Брабансоны: 2-лет. жеребцы	6	9.04±0.63	5.43±0.06	66	59.6	36.0	32.6	65.2±3.2	11.3	12.5	207±10.3	554±15.2
Ардены: 2-лет. жеребцы	6	9.03+0.3	5.47±0.07	66.8	60.2	36.6	33.1	67 ±2.34	11.6	12.8	212±7.39	556±17

n — число животных;
R — число эритроцитов, в миллионах;
Du — диаметр эритроцитов, в микронах;
O_1 — поверхность одного эритроцита, в μ^2;
O_{100} — общая поверхность эритроцитов 100 см³ крови, выраженная в qm;
V_1 — объем одного эритроцита, в μ^3;
V_{100} — общий объем эритроцитов в 100 см³ крови, выраженный в см³;
Hgl_{100} — содержание гемоглобина в 100 см³ крови, выраженное в г;
Hgl_1 — содержание гемоглобина в 1 эритроците, выражен. в 10^{-12} долях г;
L_{100} — гемоглобиновая поверхность 100 см³ крови, выражен. в Hgl-qm.
Al — щелочность 100 см³ крови, выраженная в мг %

лее многочисленным группам жеребцов и на фиг. 1—различия по комплексному показателю L_{100} и щелочности крови.

Как видно, на первом месте по оснащению крови стоят чистокровные скакуны, вслед за ними идут верховые кавалерийские лошади, далее — рысаки и на последнем месте стоят тяжеловозы. Однако, по щелочности крови — показателю, имеющему большое значение в нейтрализации продуктов утомления организма,— тяжеловозы стоят на втором месте. Данные табл. 3 говорят о полной статистической достоверности приведенных там различий. Обращает на себя также внимание и показатель Hgl_1 (табл. 2), представляющий собой содержание гемоглобина в одном эритроците. Исключая пока группу кавалерийских лошадей, участвовавших в пробеге, мы видим, что не только по общему содержанию гемоглобина и числу эритроцитов в 1 мм^3, но и по оснащению гемоглобином одного эритроцита чистокровные скакуны стоят значительно выше рысаков и тяжеловозов. У кавалерийских лошадей пробега показатель Hgl_1 еще более



Фиг. 1. Межпородные различия лошадей: а) по гемоглобиновой поверхности эритроцитов 100 см^3 крови (L_{100}); б) по общей щелочности 100 см^3 крови (в мг%)

Таблица 3

Статистическая достоверность межпородных различий по показателям крови лошадей (по жеребцам)

Показатели	Различия между: скакунами и русскими рысаками — D ± md	Вероятность в % достоверности этой разницы	Различия между: скакунами и брабансонами — D ± md	Вероятность в % достоверности этой разницы
Содержание гемоглобина	19.22±2.62	100	28.52±3.42	100
Число эритроцитов	1.67±0.34	100	2.47±0.66	100
L_{100}	64 ±8.50	100	90 ±10.9	100
Щелочность крови	167 ±16.7	100	119 ±19.7	100

высок, и это, повидимому, находится в связи с более старшим возрастом этих лошадей или особо напряженным режимом их тренинга перед большим пробегом.

Ни у какой-либо другой породы лошадей, ни у любого другого вида сельскохозяйственных животных мы не встречаем таких высоких показателей крови, как у чистокровных скакунов. Очевидно, что долголетняя, в течение нескольких столетий, племенная работа с английскими скакунами в направлении отбора по резвостным способностям создали у этой породы и специфическую физиологическую приспособленность, выражающуюся, в частности, в необычайно высокой окислительной способности крови.

Заканчивая на этом раздел о межпородных различиях лошадей по показателям крови, нам хочется подчеркнуть, что в отличие от других исследованных нами видов ([5, 6]) сельскохозяйственных животных (крупный рогатый скот, овцы), где также существуют определенные породные различия по составу крови, у лошадей эти различия выражены в значительно более резкой форме. Повидимому, это связано с наиболее резкими, чем у других видов животных, различиями таких крайних пород лошадей, как скакуны и тяжеловозы, по характеру их физической производительности. Поэтому понятно, что именно показатели красной крови, имеющей больше всего отношения как раз к физической производительности животных, являются выпуклым отражением этих породных различий у лошади.

3. Гематологические различия у отдельных племенных линий

Характер собранного нами материала позволяет далее выяснить никем не исследованный пока вопрос о гематологических различиях в отдельных племенных линиях внутри одной породы. Лошади в этом отношении являются, конечно, наиболее удобным материалом, поскольку именно в коневодстве разведению по линиям уделялось наибольшее внимание. В результате этого основные племенные линии чистокровных скакунов имеют довольно четко выраженные специфические особенности экстерьера и конституции.

Мы нашли наиболее удобным сгруппировать исследованных нами животных в разрезе основных производителей, оставивших в конзаводах наиболее многочисленное потомство, указав при этом, какова степень родства наших животных с этими производителями (табл. 4). Зоотехническая характеристика отдельных линий производителей и их потомков заимствована нами из оргплана 60-го Стрелецкого конзавода, составленного Всесоюзным Научно-Исследовательским Ин-том Коневодства.

На основании полученных в табл. 4 данных мы делаем вывод о существовании определенных гематологических различий у отдельных племенных линий. Обращают на себя внимание высокие показатели крови, приближающиеся к таковым у выводных, у детей Бримстона, Герцога, тогда как дети и внуки Тагора, как оказалось, имеют значительно более низкие показатели. Характерны также и, как нам кажется, не случайны определенные различия в показателях крови у внуков Бримстона, полученных от его двух разноутробных сыновей: Будынка и Брамина. Потомство Брамина, так же, как и дети самого Бримстона, имеет высокие показатели крови, в то время как исследованные нами дети Будынка оказались много анемичнее. Ниже будет показано, что это находится в определенной связи с различными зоотехническими особенностями Брамина и Будынка.

Сам Бримстон, имея очень хорошую высоту в холке (163 см), массивность (вес 541 кг) при косой длине — 163 см и обхвате пясти — 20 см, отличался небольшим объемом груди (179 см). Большинство его

Таблица 4

Различия в показателях крови в потомстве разных производителей

Линии	Степень родства	n	Показатели крови: Гемоглобин по Сали	Резервная щелочность в мг %	Число эритроцитов в млн.	Размеры эритроцитов в микронах (μ)
Тагор	Его дети: жеребцы	8	94.22±4.08	634±38.6	11.86±0.496	5.44±0.057
	кобылы	11	93.77±2.97	674±26.2	11.81±0.556	5.55±0.072
Тагор	Его внуки (через сыновей Гранита, Патента и Фараона):					
	жеребцы	10	95.35±1.38	691±32.6	11.78±0.35	5.347±0.052
	кобылы	12	90.17±2.3	654±20.4	11.27±0.26	5.39±0.078
Бримстон	Его дети: жеребцы	5	100.39	736	12.11	5.48
Бримстон	Его внуки: (через сына Будынка): жеребцы	10	92.8±2.62	660 ±25.8	11.18±0.35	5.47±0.063
Бримстон	Его внуки (через сына Брамина): жеребцы	4	101.6	730	12.22	5.49
Герцог	Его дети: жеребцы	9	100.41±1.87	733.2±27.8	12.91±0.41	5.4±0,074
	кобылы	3	96.7	694	11.8	5.3
Выводные из Англии и Ирландии	жеребцы	16	102±1.72	712 ±15.94	11.57±0,3	5.59±0,05

сыновей сохраняют тип и рост отца. Исключение составляют Бескарный и Будынок. Оба они — дети кобылы Сент-Махезы (от Солтпитра), т. е. получены от кросса Бримстона с представительницей линии Ст. Саймона. Экстерьерные особенности Будынка: меньшая по сравнению с отцом костистость, менее развитый круп, меньшая глубина и более укороченное туловище унаследованы скорее всего от прадеда Мартагона, дети которого (Минтагон, Вул-Вайндер, Муза) отличались позднеспелостью.

В отличие от Будынка, родословная его отлично скакавшего брата Брамина построена не на кроссе, связанном отдельными инбридингами, а на систематическом накоплении основных слагаемых комплекса самого Бримстона. Поэтому и по особенностям своего экстерьера (некоторая подтянутость, длинный, широкий и несколько приподнятый зад, массивность и костистость) Брамин более подходит к линии своего отца. Как видим, всем конституциональным и экстерьерным особенностям Бримстона и его сыновей Будынка и Брамина весьма близко соответствует и гематологическая картина, установленная нами у их потомков.

Что же касается Тагора, то это, наоборот, некрупный жеребец (высота в холке 158 см), с небольшим обхватом (174 см) и небольшой глубиной груди (72 см), при несколько укороченной длине туловища (154 см). Исследованное нами его потомство также оказалось более мелким, чем дети Бримстона (табл. 5).

Наконец, и по проценту элитных по экстерьеру и морфологическим индексам маток потомство Тагора значительно уступает дочерям Бримстона. На таблице 6 представлено количество элитных маток в потом-

Таблица 5

Различия в промерах между детьми Тагора и Бримстона

Группы	n	Высота в холке	Косая длина туловища	Обхват груди	Обхват пясти	Живой вес
Жеребцы от Тагора	8	161.9	154.4	177.1	19.28	457
Жеребцы от Бримстона	5	164.2	159	184.8	19.6	486.2
Выводные жеребцы	16	161.78	157.6	178.6	19.39	453

стве отдельных производителей 60-го Стрелецкого конзавода в сравнении с основным составом завода и с выводными матками (по данным оргплана этого завода, составленного в 1935 г.).

Таблица 6

Количество элитных маток в потомстве отдельных производителей 60-го конзавода (в 1935 году)

Группы	Всего маток	Из них элиты	
		голов	в %
Основной состав	21	6	28.5
Выводные матки	15	8	53
Дочери Тагора	9	2	22
Дочери Бримстона	15	5	33.3

В отношении скаковых качеств материалы оргплана 60-го завода также определенно говорят в пользу потомства Бримстона. Так, к 1935 году при среднем по заводу проценте классных и хорошо скакавших маток, равным 50, в потомстве Бримстона имелось таких маток 73%, тогда как от Тагора лишь 50%.

Характерно также, что из девяти лучших лошадей Стрелецкого завода, показавших с 1924 по 1931 год рекордные резвости, шесть оказались детьми Бримстона.

Заслуживает быть отмеченным также и то обстоятельство, что в отличие от приплода Бримстона, который показывает лучшие резвости как на малые, так и большие дистанции, дети Тагора имели лишь лучшие рекорды на дистанции в 1500 и 1600 м и худшие рекорды на большие дистанции (1800, 2200 и 2400 м). Как видим, все эти различия в зоотехнических особенностях этих жеребцов и их детей находятся в определенном соответствии с приведенными в табл. 4 различиями в картине крови.

Большой след в советском коннозаводстве оставил выдающийся жеребец Солтпитр, сын Ст. Саймона. Безупречный по складу (глубокая подпруга, крутое ребро, костистые, сухие ноги), он легко покрывал огромные дистанции благодаря великолепному косому плечу и длинному могучему крестцу. От этого производителя нами были исследованы 4 внучки-кобылы (через сына Сагайдака) и 2 правнука-жеребца — Эспадрон и Муссон (через внука Сибарита). Первые имели значительно более высокие показатели крови (гемоглобина 99,25%, число эритроцитов — 13,38 млн. и щелочность крови 700 мг%), нежели средние нормы по породе. Точно так же и правнуки Солтпитра имели в среднем очень хорошие показатели крови: гемоглобина — 103,5%, число эритроцитов — 13,26 млн. и щелочность — 730 мг%.

4. Картина крови и резвостные качества скакунов

К вопросу о связи картины крови с резвостными качествами скакунов мы подошли с нескольких сторон. Во-первых, мы воспользовались суммарными результатами скакового сезона 1938 г., в результате которого специалистами Московского ипподрома для каждой лошади была определена ее принадлежность по классности к той или иной из 6-ти существующих групп. При этом лошади, показавшие лучшие резвости, занявшие большее количество первых мест и выигравшие больше призов, попадают в класс «вне групп», за ним следуют в зависимости от этих показателей I, II и т. д. группы. Чтобы не слишком дробить по мелким группам исследованных нами лошадей, мы позволили себе разбить их на 2—3 группы, так что каждая подгруппа оказалась представленной достаточным количеством животных (табл. 7).

Данные таблицы 7 позволяют сделать вывод о том, что в среднем показатели крови скакунов, оцененных в итоге скакового сезона высококлассными, значительно выше соответствующих показателей крови лошадей более низких классов.

Таблица 7

Различия в составе крови скакунов, в зависимости от их резвостного класса

Показатели крови	Трехлетки				Двухлетки					
	кобылы n = 20		жеребцы n = 38		кобылы n = 48			жеребцы n = 48		
	вне групп и I группа	II, III и IV группы	вне групп и I группа	II, III и IV группы	вне групп	I, II, III группы	IV и V группы	вне групп	I, II, III группы	IV и V группы
Гемоглобин . . .	99.56	92.9	102.76	98.7	101.2	93.6	92.8	95.5	93.8	90.0
Число эритроцитов	12.23	11.17	11.9	11.7	11.68	11.7	11.02	11.95	11.51	10.61
Диаметр эритроцитов	5.52	5.54	5.5	5.52	5.41	5.45	5.38	5.42	5.4	5.35
Щелочность крови	676	665	720	667	650	663	669	675	682	630

К такому же выводу мы приходим, если взять за критерий сравнения лошадей их лучшую за сезон резвость на данную дистанцию. Результаты такого сравнения приведены в табл. 8.

Мы наблюдаем, таким образом, четкую тенденцию повышения у лошадей с лучшим оснащением крови их резвостных показателей.

Таблица 8

Различия в содержании гемоглобина у лошадей разных резвостей

Показатели	Лучшая резвость за сезон 1938 г.									
	Жеребцы 3 лет, дистанция 2000 м			Кобылы 3 лет, дистанция 2000 м		Жеребцы 2 лет, дистанция 1600 м		Кобылы 2 лет, дистанция 1600 м		
	2,05—2,07	2,08—2,10	2,11 и выше	2,06—2,09	2,10 и выше	1,40—1,44	1,45 и выше	1,42—1,43	1,44—1,45	1,46 и выше
Содержание гемоглобина . .	104.25	100.1	94.33	94.71	92.1	96.5	94.5	98.65	94.25	90.18
Количество голов	8	13	3	6	8	20	16	5	7	11

Наконец, еще более рельефно об этом говорят и коэффициенты корреляции между содержанием гемоглобина и лучшей за сезон резвостью. По группе двухлетних кобыл (n = 38, дистанция 1500 м) он показался равным 0,414 ± 0,13, а по трехлетним жеребцам (n = 24, дистанция 2000 метров) еще более высоким: 0,666 ± 0,14.

Физиологическое объяснение всех этих связей заключается в известном в физиологии положении о том, что для успешной работы мышцы ей требуются доставка достаточного количества кислорода и удаление из нее токсических продуктов утомления (Ранке, Крог, Эмбден, Шенк, Флетчер и Гопкинс, Хилл, Мейергоф, Бейнбридж и др.). Эти функции

как раз и лежат на исследованных нами компонентах крови. Так, доставка мышце кислорода для окисления в основном выполняется именно красной кровью, тогда как в нейтрализации кислотных продуктов мышечного утомления и сохранении в организме кислотно-щелочного равновесия решающую роль играют щелочные запасы крови. В этом отношении наши данные бесспорно показывают, что окислительная способность крови скакунов много выше, чем у других пород лошадей, и что у скакунов высоких по резвости классов много выше, чем у менее классных лошадей.

5. Изменения в картине крови лошадей во время работы

Все приведенные выше показатели крови лошадей касались лишь картины их крови в состоянии покоя. Однако, у части лошадей были также исследованы изменения в составе крови во время работы и после отдыха. Для скакунов это была официальная скачка на дистанцию от 1500 до 4800 м, для тяжеловозов мы в данном случае говорим об испытании на максимальную грузоподъемность (подробнее картину крови тяжеловозов при разных физических нагрузках мы разбираем в другом сообщении (7). Работа рысаков была несколько иной. В отличие от скакунов они исследовались не при испытании на резвость, а на тренировках при дозированной резвости: 2 километра в 3 минуты, причем эту дозированную резвость они давали уже во втором гиту, первая же часть работы заключалась в прохождении 4 кругов с резвостью 2 километра от 5 до 3,5 минуты. Между этими гитами рысаки имели 30-минутный отдых.

Во всех этих случаях каждая лошадь исследовалась 3 раза: в состоянии покоя — до работы, через 2—3 минуты после финиша и после 45-минутного отдыха. Результаты представлены в табл. 9.

Таблица 9

Изменения в составе крови лошадей во время работы и отдыха

Показатели	Тяжеловозы при испытании на максимальную грузоподъемность						Чистокровные скакуны при испытании на резвость на разные дистанции						Рысаки при дозированной работе (2 километра в 3 минуты)					
	Брабансоны жеребцы n=6			Ардены жеребцы n=6			Жеребцы n=12			Кобылы n=4			Жеребцы n=9			Кобылы n=3		
	гемоглобин	число эритроцитов	диаметр эритроцитов	гемоглобин	число эритроцитов	диаметр эритроцитов	гемоглобин	число эритроцитов	диаметр эритроцитов	гемоглобин	число эритроцитов	диаметр эритроцитов	гемоглобин	число эритроцитов	диаметр эритроцитов	гемоглобин	число эритроцитов	диаметр эритроцитов
В состоянии покоя	65.2	9.04	5.43	67	9.03	5.47	95.45	11.8	5.35	87.6	11.68	5,2	70.95	9.07	5.42	65.4	8.17	5.53
Сдвиги по отношению к показателям в покое (в %):																		
а) за время работы	33.5	24.6	0	27	28.5	—0.8	21.5	21.5	0	28.5	26	3	17.1	18	1	14.9	13	0
б) по истечении 45—50-минутного отдыха	—2	—5.4	0.2	—5.8	—4.8	—1.5	6.5	10.0	0	8	5.1	2	2.7	—1	1	2	—2.3	—1

Из этой таблицы следует, что испытания тяжеловозов на максимальную грузоподъемность и скакунов — на резвость, хотя они и связаны с работой в очень непродолжительный отрезок времени (скачки продолжаются от 2-х до 4-х минут, работа тяжеловозов — около 4-х минут), вызывают, однако, очень значительный прирост в числе эритро-

цитов и содержании гемоглобина. Этот прирост составляет: по гемоглобину 27—33,5% у тяжеловозов и 21,5—28,5% у скакунов и по числу эритроцитов 24,6—28,5% у тяжеловозов и 21,5—26% у скакунов. В несколько меньшей степени оказались сдвиги в показателях крови у рысаков, находившихся на средней по напряжению дозированной работе: на 14,9—17,9% увеличилось содержание гемоглобина и на 13—18% — число эритроцитов. По данным Л. Пирогова ([11]), проводившего в 1927—1928 гг. изучение сдвигов в показателях крови у 126 рысаков Московского ипподрома при их более напряженной работе, т. е. при официальных испытаниях на резвость, среднее увеличение содержания гемоглобина было 26,95% и числа эритроцитов — 32,6%. Мы можем далее указать и на то, что в наших исследованиях тяжеловозов сдвиги в картине крови были много меньшими, когда они подвергались менее напряженным испытаниям (доставка груза шагом, пробег 5-ти километров рысью без груза). Как видим, степень увеличения в крови лошадей числа эритроцитов и гемоглобина, при непродолжительной по времени работе, в общем находится в прямой зависимости от напряженности самой нагрузки.

Целым рядом остроумных экспериментов создатель теории о резервуарах крови в организме Баркрофт, Шейнерт ([39, 40]) и др. показали, что основным резервуаром эритроцитов является селезенка и что поступление из нее эритроцитов в кровяное русло представляет собой рефлекторные реакции организма, во-первых, на возросшую во время работы потребность в окислительных функциях крови и, во-вторых,— реакцию на нервные раздражения (подстегивание лошади хлыстом, выстрел и т. п.).

Однако, спорным остается вопрос об оснащении резервных эритроцитов гемоглобином. Наряду с указаниями о том, что приросты числа эритроцитов и гемоглобина во время работы и эмоциональных возбуждений идут параллельно ([18, 25, 42, 45]), имеются наблюдения, что увеличение по гемоглобину отстает от прироста в числе эритроцитов, на основании чего высказываются предположения о меньшей оснащенности гемоглобином резервных эритроцитов ([11, 29, 34, 43]). Наши данные таблицы 9, базируемые на непродолжительной по времени работе, говорят скорее о параллельных сдвигах в числе эритроцитов и содержании гемоглобина.

Нам думается, что помимо всего прочего противоречивые в этом отношении выводы авторов объясняются тем, что не учитывалась продолжительность работы животных. Однако, значимость этого фактора вытекает хотя бы из работы А. Неводова ([9]), который в своих выводах указывает, что в то время как скачки и пробег на 25 километров вызывают в среднем параллельное увеличение числа эритроцитов (на 28,1% после скачек и на 22,6% после пробега) и содержания гемоглобина (на 28,69% после скачек и 22,6% после пробега), пробег на дистанцию в 100 километров вызвал при большом увеличении в числе эритроцитов (на 34,25%) сравнительно небольшой сдвиг в содержании гемоглобина. Повидимому это обеднение эритроцитов гемоглобином происходит за счет накопления в крови при продолжительной напряженной работе значительно повышенных концентраций CO_2. Возможно, что в этих случаях организм действительно мобилизует еще незрелые эритроциты, имеющие пониженную концентрацию гемоглобина.

Выводы

В результате исследования состава крови у 155 чистокровных скакунов, 16 рысаков, 9 кавалерийских лошадей и 12 тяжеловозов (6 арденов и 6 брабансонов) мы приходим к следующим основным выводам:

1. Основные компоненты крови, ответственные за ее окислительные функции (эритроциты, гемоглобин и щелочные запасы крови), имеют наивысшие показатели у скакунов, за ними идут кавалерийские лошади, далее — рысаки и на последнем месте — тяжеловозы. Эти различия находятся в соответствии с характером физической работы, обычно выполняемой животными этих пород.

2. Половой диморфизм по показателям крови в пользу жеребцов проявляется у скакунов, начиная с 3-х лет. У двухлеток различия в этом отношении не обнаружены.

3. Скакуны с лучшей резвостью и более высоких классов имеют и более высокие показатели крови. Коэффициенты корреляции между содержанием гемоглобина и лучшей за сезон резвостью, по однородным в отношении пола и возраста группам скакунов, оказались равными $0{,}413 \pm 0{,}13$ и $0{,}666 \pm 0{,}14$.

4. В пределах одной породы (скакунов) установлены определенные различия по гематологическим показателям у животных разных племенных линий. Более высокие показатели крови имеют дети и внуки класснейшего жеребца Бримстона. Пониженные показатели крови в потомстве одного из его сыновей (Будынка) находятся в определенной связи с тем, что и по экстерьеру Будынок, в отличие от многих других детей Бримстона, не походит на тип своего отца.

Дети и внуки Тагора по показателям крови уступают животным линии Бримстона. Это находится в определенной связи с различиями в потомстве этих производителей по резвостным качествам: в то время как дети Тагора отличаются хорошими рекордами на короткие дистанции, потомство Бримстона имеет прекрасные рекорды и на коротких и на больших дистанциях.

5. В итоге проведения у некоторых животных анализов крови в состоянии покоя, после работы и отдыха, можно заключить, что при непродолжительной работе увеличение в содержании гемоглобина и числе эритроцитов находится в зависимости от степени напряжения организма при выполнении этой работы.

Институт генетики
Академия Наук СССР

Поступило
13.II.1939

ЛИТЕРАТУРА

[1] Бейнбридж Ф., Физиология мышечной деятельности, Госиздат, 1927 г.
[2] Ветухов М., Нові шляхи і методи оцінки сільськогосподарських тварин при селекції, Збірник наукових праці по розплоду с. г. тварин, Укр. Н-дос. ін-т експ. ветер. 1935.
[3] Зайцев В., Соматометрические и гематологические исследования к учению о конституциональных типах лошадей. Ученые записки Казанского ветеринарного института, 1931.
[4] Зайцев В., Конституция и кровь домашних животных. Труды Москов. зооветеринарного Ин-та, т. III, 1938.
[5] Кушнер Х., Состав крови овец в связи с их продуктивностью, Известия Академии Наук, серия биологическая, № 2, 1937.
[6] Кушнер Х., Состав крови крупного рогатого скота в связи с его продуктивностью, ДАН, т. 20, № 5, 1938.
[7] Кушнер Х., Изменения в составе крови рабочих лошадей во время работы и отдыха, ДАН, т. 22, № 6, 1939.
[8] Кушнер Х., Состав крови лошадей, ослов и мулов в связи с гетерозисом мулов (в печати).
[9] Неводов А., К вопросу о гематологической диагностике острого нервно-мышечного утомления у лошадей, Сборник, 1929.
[10] Озерский Н. и Малышев М., К вопросу об изменении морфологического состава крови под влиянием работы, Практическая ветеринария, № 2, 1931.
[11] Пирогов Л. и Львов Н., К физиологии работающей лошади (Внутренние качества лошадей). Сообщения, I, II, III. Сборник, 1929.
[12] Преображенский Н. и Шпайер Н., Изменения крови у лошадей в различных условиях работы, Труды Московского зооветеринарного ин-та, т. II, 1935 г.

[13] Семенская Е. и другие, К вопросу о селекции с.-х. животных с целью повышения их продуктивности и организации стада. Труды центральной зоотехнической станции Наркомзема Грузии, вып. 1, 1932.

[14] Солун А., Биохимический критерий работоспособности и конституциональных различий лошадей, Сообщение 1. Научно-агрономический журнал, т. 6, № 7—8, стр. 579, 1929.

[15] Стогов К., К вопросу о применении гематологии для определения рабочих качеств лошади, Практическая ветеринария, № 1, стр. 32, 1929.

[16] Andersen M. and Mugrage E., Red blood cell values for normal men and women, Archives of inter. medicine, v. 58, p. 136, 1936.

[17] Biedenkopf H., Das Blut des Menschen mit neueren Methoden untersucht. V. Mitteilung., Zeitschr. f. Biologie, Bd. 97, S. 445—459, 1936.

[18] Bogdanow W., Jankowski W., Krajew J. und Tschuchina E., Biochemisches Kriterium des Arbeitswertes und der konstitutionellen Eigenschaften bei Pferden, Mitteil. IV. Zeitschr. f. Züchtung, B., Bd. 31, S. 193, 1934.

[19] Bonard H., Das normale Blut des Pferdes, sein spez. Gewicht und sein Hämoglobingehalt, gemessen mit dem Hämometer von Sahli, Schweiz. Arch. f. Tierheilk., Bd. 61, 1919.

[20] Davis J. and Brewer N., Effect of physical training on blood volume, hemoglobin, alkali reserve and osmotic resistance of erythrocytes, Amer. Journ. of Physiol. v. 113, № 3, p. 586, 1935.

[21] Döppert, Vergleichende Untersuchungen über den Hämoglobingehalt des Pferdeblutes und seine Beziehungen zur Zahl der Erythrocyten, Deut. tierärztl. Wochenschr., Bd. 29, 1921.

[22] Duerst U., Die Beurteilung des Pferdes, Stuttgart, 1922.

[23] Eftimesku J., Untersuchungen über die Alkalireserve des Pferdeblutes, Zeitschr. f. Züchtung, Reihe B. Bd. XIX, 1930.

[24] Endlich R., Untersuchungen über die physiologischen Unterschiede edler und schwerer Pferde, Berlin, 1895 (цитировано по Götze).

[25] Germanow W., Die Veränderung der Temperatur, des Pulses, der Atmung und des Blutes beim Pferde unter dem Einfluss der Feldarbeit. По реферату: Zeitschr. f. Züchtung, B., Bd. 30, S. 139, 1934.

[26] Götze R., Züchterisch-biologische Studien über die Blutausrüstung der landwirtschaftlichen Haustieren, Zeitschr. f. Konstitutionslehre, Bd. IX, H. 3/4, 1923.

[27] Gross W. und Kestner O., Ueber die Einwirkung der Muskelarbeit und des Schwitzens auf Blut und Gewebe, Zeitschr. f. Biol. v. 70, p. 187, 1920.

[28] Kamenoff R., Erythrocyte count in four inbred strains of mice, Proc. Soc. exp. Biol. and Med., v. 36, p. 411—414, 1937.

[29] Keese H., Die Schwankungsbreite der erfassbaren Eigenschaften des Blutes des Pferdes unter physiologischen und pathologischen Bedingungen, Biochemische Zeitschr., Bd. 178, S. 184, 1926.

[30] Kleeberg E., Das Blutbild des gesunden Schafes, Inaugural-Diss., Halle, 1927 (цитировано по Schäper).

[31] Madrow Chr., Untersuchungen über das Blut von Noriker und Lippizander Hengsten und Stuten mit besonderer Berücksichtigungen der Rassenunterschiede, Zeitschr. f. Zücht., Reihe B., Bd. 28, S. 459, 1933.

[32] Montadon L., цитировано по Götze.

[33] Müller M., Studien über funktionelle Anpassung und über anatomische und physiologische Unterschiede zwischen warm- und kaltblutigen Pferde.

[34] Nice L., The reticulocyte increase in blood during emotional excitement, The Americ. Journ. of Physiology, v. 119, p. 379, 1937.

[35] Otto J., Untersuchungen über die Blutkörperchenzahl und den Hämoglobingehalt des Blutes, Arch. f. d. Physiol., Bd. 36, 1885.

[36] Sattlegger, Die Alkalireserve des Pferdeblutes mit Bezug auf die Haarfarbe, Zeitschr. f. Züchtung, Reihe B., Bd. 23, H. 2, 1931.

[37] Schäper W., «Blutalkalitäts» und Blutalkalireserveuntersuchungen an Haustieren, Zeitschr. f. Züchtung, Reihe B., Bd. 21, H. 1, 1931.

[38] Schäper W., Der Einfluss verschiedener landwirtschaftlicher Arbeiten bei Pferden, Zeitschr. f. Züchtung, B., Bd. 20, H. 1, 1930.

[39] Scheunert A. und Krzywanek F., Ueber reflektorischgeregelte Schwankungen der Blutkörperchenmenge, Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 212 1926.

[40] Scheunert A. und Krzywanek F., Die Milz als Blutkörperchenreservoir. Methodische Bemerkungen zur Frage des Zusammenhanges von Blutbeschaffenheit und Konstitution, Zeitschr. f. Züchtung, B., Bd. IX, H. 1, 1927.

[41] Scheunert A. und Müller C., Einfluss von Bewegung und sportlicher Höchstleistung auf die Blutbeschafenheit des Pferdes, Pflügers Archiv. f. d. ges. Physiol., Bd. 212, 1926.

[42] Schneider Ed. and Crampton C., Physical activity and the blood of albino rats, Amer. journ. of Physiol., v. 112, № 4, p. 695, 1935.

[43] Schneider Ed. and Crampton C., The erythrocyte and hemoglobin increase in human blood during and after exercise, Amer. journ. of Physiol., v. 112, № 1, p. 202, 1935.
[44] Thörner W., Trainingsversuche an Hunden. II. Einfluss der Laufarbeit auf das Blut, Arbeitsphysiologie, Bd. 5, S. 516, 1932.
[45] Walters O., The erythrocyte count, quantitaty of hemoglobin and volum of packed cells in normal human subjects during muscular inactivity, Americ. Journ. of Physiology, v. 108, p. 118, 1934.
[46] Welsch W., Das Blut der Haustiere mit neueren Methoden untersucht. V. Untersuchung des Schweine, Schaf- und Ziegblutes, Pflügers Archiv f. d. gesam. Physiol., Bd. 198, 1923.
[47] Jakimoff und Kohl, Zur Frage über die Beschaffenheit dés Blutes von Pferden verschiedener Rassen, Monatshefte f. prakt. Tierheilkunde, Bd. 21, 1910.

H. F. KUSHNER. THE COMPOSITION OF THE BLOOD OF HORSES AS RELATED TO THEIR WORKING CAPACITY

SUMMARY

As a result of analyses of the composition of the blood of 155 pure-bred race horses, 16 trotters, 9 cavalry horses, and 12 draft horses (6 Ardens and 6 Brabansons), we have drawn the following conclusions:

1. The chief constituents of the blood responsible for its oxidizing functions (erythrocytes, haemoglobin, and alkaline reserves) show the highest indices in race horses, next in cavalry horses, then in trotters, and, last of all, in draft horses. These differences are correlated with the character of the physical labor ordinarily performed by animals of these different types.

2. Sexual dimorphism, as regards indices of the blood, in favor of stallions makes its appearance in race horses beginning with the third year. In two-year-olds differences in this respect are not observed.

3. Race horses with the best speed records and of the higher classes have higher indices of the blood. Correlation coefficients between haemoglobin content and the highest speed during the season, for groups homogeneous as to age and sex, proved to be 0.413 ± 0.13 and 0.666 ± 0.14.

4. Within the limits of a similar type (race horses) there were found definite differences as regards haematological indices in animals of different pedigree lines. The children and grandchildren of the high-class stallion Brimstone showed the highest indices of the blood. The lower indices of the blood in the offspring of one of his sons, Budynok, are directly connected with the fact that Budynok also in external appearance, in contrast to the many other children of Brimstone, does not resemble his sire's type.

The children and grandchildren of Tagor, as regards the indices of the blood, are inferior to the Brimstone line. This is definitely correlated with differences in the offspring of these sires as regards speed. Whereas the offsprings Tagor are distinguished for their good records for short distances, Brimstone's progeny have excellent records for both short and long distances.

5. Analyses of the blood of several animals made at various times — during rest, directly after work, and after rest — showed that, in case of work not of a prolonged nature, the increase in haemoglobin content and number of erythrocytes depends upon the degree of tension of the organism in performing the work.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Série biologique — Серия биологическая

Я. П. ХУДЯКОВ и Е. А. РАЗНИЦИНА

ПРИМЕНЕНИЕ МИКОЛИТИЧЕСКИХ БАКТЕРИЙ ПУТЕМ БАКТЕРИЗАЦИИ СЕМЯН ПРИ ЯРОВИЗАЦИИ

Один из авторов (Худяков) выделил из почвы бактерии, способные растворять некоторые паразитные грибы, в частности Fusarium. Бактерии эти названы нами миколитическими. Метод выделения их из почвы довольно прост. На гриб, выращенный на твердой питательной среде в чашке Петри, наносятся комочки почвы. Чашки помещаются во влажную камеру и ставятся в термостат при t° около 25°. Через 5—10 дней (в зависимости от почвы) вокруг комочков почвы мицелий гриба начинает исчезать, т. е. растворяться. Зона растворения увеличивается и, наконец, поверхность чашки полностью обнажается. Из зоны растворившегося мицелия производится выделение миколитических бактерий. Так впервые эти бактерии были выделены на грибе из рода Fusarium. Теперь они могут быть получены на различных грибах. Разницыной (автором) они выделены на Colletotrichum lini и на других грибных паразитах льна. Кононенко выделила на Verticillium dahliae (паразит хлопчатника).

Большинство миколитических бактерий относится к роду Pseudomonas. Это широко распространенные в природе, очень мелкие, неспоровые палочки, обладающие способностью флюоресцировать. Но есть и другого рода миколитические бактерии, которые также способны производить лизис грибов. Например, миксобактерии, которые выделила Кононенко.

На лабораторных и вегетационных опытах с пшеницей и льном мы убедились, что применением миколитических бактерий можно предохранить растение от заражения грибами — паразитами.

Большая работа по бактеризации семян в последнее время проведена Ин-том с.-х. микробиологии ВАСХНИЛ. В этом Ин-те разработаны бактериальные препараты, содержащие миколитические бактерии.

Полевые опыты в колхозных условиях по применению этих препаратов путем предпосевной бактеризации семян показали, что в результате такой бактеризации семян достигается снижение зараженности и увеличение урожая. Опыты проводились со льном, пшеницей и клевером (рукопись).

Известно, что при яровизации семян очень часто развиваются грибы, в том числе и паразиты. На это указывает Т. Д. Лысенко. Отсюда возникает вопрос: нельзя ли использовать миколитические бактерии для того, чтобы, во 1-х, предохранить семена от заражения в момент яровизации; во 2-х, от возможного заражения в почве; в 3-х, использовать замеченное в прошлых опытах стимулирующее действие в отношении высших растений и, в 4-х, объединить яровизацию с бактеризацией, как два различных агротехнических приема? Колхозам далеко не безразлично, производить ли эти два агротехнические приема — яровизацию и бактеризацию порознь, или одновременно. Но зато совершенно технически безразлично, увлажнять ли при яровизации зерно водой, или водой с миколитическими бактериями.

Для выяснения этого вопроса мы поставили опыт в вегетационных сосудах с пшеницей цезиум 0111. Схема опыта: 1 — контроль; 2 — бактеризованные семена; 3 — заражение фузариумом небактеризованных семян; 4 — заражение фузариумом бактеризованных семян и 5 — заражение фузариумом семян, намоченных в фильтрате бактериальной культуры. Бактеризация семян производилась путем намачивания их в жидкой бульонной культуре бактерий, разбавленной водой в 2 раза. Фузариумом семена заражались при помощи густой водной суспензии конидий этого гриба (Fusarium graminearum), выращенного на твердой среде. Контрольные семена намачивались в воде. Для комбинированной обработки семян бактериями и грибом, бактериальная культура смешивалась с суспензией гриба в отношениях 1 : 1.

Для заражения семян одним грибом, суспензия гриба разбавлялась водой также в отношениях 1 : 1.

Продолжительность намачивания — 24 часа. Как намачивание, так и яровизация производились в холодильнике при температуре 9—10° С в течение 6 суток. За это время большинство семян начало наклевываться. В сосуд с 6 кг почвы высевалось по 30 наклюнувшихся семян. После прореживания оставлено по 13 растений на сосуд.

Почва из Ботанического сада АН СССР, средне-оподзоленный суглинок, pH — 6,8. В почву каждого сосуда внесено N, P, K в количестве: N — 0,75 г; P_2O_5 — 0,5 г; K_2O — 0,5. Удобрения вносились в виде следующих солей: KNO_3; $NH_4H_2PO_4$; $(NH_4)_2HPO_4$ или NH_4NO_3.

В течение опыта поддерживалась влажность почвы 60% от полной влагоемкости. Повторность 3-кратная. Результаты опыта приведены в табл. 1. Они являются средней величиной по 3 сосудам

Таблица 1

Бактеризация семян миколитическими бактериями при яровизации

№ п/п.	Вариант опыта	Урожай, в процентах		
		общий	солома	зерно
1	Контроль	100	100	100
2	Бактерия F-24	106.3	92.2	128.4
3	Бактерия F-80	111.6	102.6	126.6
4	Fusarium	33.7	36.9	26.9
5	Fusarium + бактерия F-24	106.2	96.3	126.0
6	Fusarium + бактерия F-80	113.8	103.9	128.6
7	Fusarium + фильтрат бактериальной культуры F-80	105.8	99.5	115.5

Как видно из этой таблицы, во всех случаях бактеризация семян полностью предохраняет семена от заражения грибом при яровизации, причем предохраняющее действие оказывают не только бактериальные культуры, но и их фильтраты (фильтрат водой не разбавлялся). Это указывает на то, что бактерии образуют вещества, оказывающие угнетающее действие на грибы. Достаточно того, чтобы эти вещества попали в семена при намачивании и набухании, как последние уже не поражаются грибом. Кроме того, мы видим, что бактерии оказывают стимулирующее действие в отношении пшеницы; в результате бактеризации семян значительно повышается урожай. Интересно, что это увеличение урожая происходит только за счет зерна.

Что касается соломы, то тут мы можем отметить даже некоторое снижение урожая от бактерии F-24. Стимулирующие вещества бактерий содержатся уже в фильтратах этих культур. Об этом можно су-

дить по увеличению урожая зерна в результате намачивания семян в фильтрате.

Способность миколитических бактерий предохранять семена во время яровизации от заражения грибами оказывается еще более резкой, если сравнить состояние семян после яровизации, перед посевом. Перед посевом все небактеризованные семена, зараженные грибом, были слегка покрыты мицелием гриба. В каждый сосуд высевалось по 30 наклюнувшихся зерен. Из них взошло только от 10 до 15 семян на сосуд. Остальные погибли, не успев взойти. Некоторые взошедшие растения погибли до созревания. В сосудах всех остальных вариантов опыта взошли все посеянные семена. Из 30 зерен на сосуд после прореживания оставлено по 13 растений. Все они вызрели. Появился мицелий различных грибов и на некоторых контрольных семенах. Бактеризованные семена, как зараженные, так и незараженные грибом, имели совершенно здоровый вид. Взошли они одинаково с контрольными.

Для бактеризации семян в этом опыте миколитические бактерии применялись в виде жидких культур.

Но в такой же мере они предохраняют семена пшеницы от заражения грибами и в том случае, когда для бактеризации семян употребляются не бульонные культуры, а водные суспензии этих бактерий, выращенные на твердой питательной среде (на мясопептонном агаре).

Если семена бактеризованные и небактеризованные одинаково заразить фузариумом, то первые не поражаются, а вторые сплошь покрываются мицелием гриба и, едва успев прорасти, погибают. Так бывает независимо от того, заражаем ли мы семена при яровизации или без яровизации. В этих опытах, повторенных многократно, особенно с бактерией F-80, семена высевались в колбы Эрленмейера по 20 зерен в каждую. После прорастания семян подливался питательный раствор Гельригеля. Наблюдения велись в течение 15—20 дней. Во всех случаях наблюдалось полное предохранение семян от заражения фузариумом.

Выводы

В результате применения миколитических бактерий путем бактеризации семян пшеницы цезиум 0111 при яровизации достигается:

1) предохранение семян от заражения грибами,
2) значительное повышение урожая зерна.

Институт микробиологии
Академия Наук СССР

Поступило
14.II.1939

ЛИТЕРАТУРА

[1] Березова Е. Ф., Нахимовская М. И. и Первякова М., Биологические методы борьбы с болезнями льна, Доклады АН СССР, 14, 1937.
[2] Кононенко Е. В., Лизис возбудителя вилта хлопчатника Verticillium dahliae, вызываемый некоторыми миксобактериями, Микробиология 6, 6, 1937.
[3] Худяков Я. П., Литическое действие почвенных бактерий на паразитные грибы, Микробиология, 4, 193, 1935.

J. P. HUDYAKOV and E. A. RAZNITSYNA. THE USE OF MYCOLYTIC BACTERIA FOR THE INOCULATION OF SEED DURING VERNALIZATION

SUMMARY

In vernalizing seed there is often observed the development of fungi, frequently parasitic fungi which infect the seed. In order to protect seed from such infection during vernalization, experiments were made on the use of mycolytic bacteria. The experiments were made with spring wheat, Caesium 0111, grown in pots.

These experiments showed that the use of mycolytic bacteria for the inoculation of seed during vernalization results in: (1) complete protection of the seeds from infection by fungi; and (2) a considerable increase in the yield of grain.

A similar effect on fungi and seeds is produced by filtrates of liquid bouillon cultures of these bacteria. This indicates that mycolytic bacteria form some substances which retard the development of fungi and have a stimulating effect on wheat.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Série biologique — Серия биологическая

К. С. СУХОВ и А. М. ВОВК

«ЗАКУКЛИВАНИЕ» ОВСА, ЕГО ВРЕДОНОСНОСТЬ И ПУТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ В ПРИРОДЕ

В 1937 г. нами под руководством проф. В. Л. Рыжкова проведена двухмесячная работа в Омске, в течение которой был произведен ряд экспериментов и наблюдений.

В 1938 г. мы продолжили эту работу в течение четырех летних месяцев. В настоящей статье объединены результаты работы указанных лет.

В то время, когда мы приступили к изучению закукливания, происхождение этой болезни представлялось совершенно загадочным. Прочно установленным являлся лишь факт непередачи этой болезни семенами. Мы подтвердили эти данные, испытав семена, собранные с больных экземпляров. Среди потомства не было ни одного больного растения.

Но, кроме этого факта, все остальное, касающееся природы заболевания, было в полной неизвестности, и это порождало лишь многочисленные догадки и предположения.

Вредоносность закукливания

В 1922 г. Таланов в окрестностях Омска впервые наблюдал единичные и, повидимому, редкие экземпляры больных растений. После этого о закукливании в Омске не было ничего слышно.

В 1924 г. болезнь достигла заметного развития на полях опытной станции. В 1927 г. болезнь сильно распространилась на участке Всесоюзного сортоиспытания, а в 1928 г. приняла эпидемический характер и «создала на посевах опытной станции настоящую катастрофу, совершенно аннулировав все опыты по овсам» (Донченко).

Это заставляет Донченко писать в выводах:

«Новая болезнь создает большую угрозу культуре овса, развиваясь с небывалой силой, принося местами колоссальные убытки и сводя урожай к нулю».

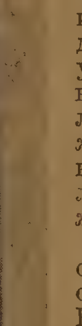
Ржанов, говоря о Забайкалье, указывает, что «нередки случаи поражения овса закукливанием до 40—50%, доходя в отдельные годы до 90% к густоте стояния растений. В 1934 г. на опытном поле закукливание овса достигало 50%, в 1935 — 3,5%, в 1936 — 53,3%». Из таблицы Ржанова видно, в какой мере закукливание является вредоносным для хозяйственных посевов овса даже в годы сравнительно незначительного его распространения.

Перечисленного достаточно, чтобы представить, насколько вредоносным является закукливание для культуры овса в Сибири. Наши наблюдения в 1937 г. также показали значительное поражение овса на посевах Сибниизхоза. На отдельных участках поражение доходило до 50% и больше. К счастью в 1937 г. болезнь, несмотря на широкое распространение, носила относительно мягкий характер, так что хозяйственные посевы дали неплохой урожай.

Признаки болезни

Как уже упоминалось, первое, главным образом морфологическое, описание болезни сделано было Донченко (Омск) в 1929 г. (В 1926 г. появилась небольшая заметка Потапова под названием «Розеточная болезнь».) В качестве признаков закукливания Донченко отмечает: 1) чрезмерную кустистость; 2) подавленный рост и часто карликовость; 3) стерильность в случае тяжелого поражения; 4) изменения в колосках: удлинение и разрастание завязи, пролиферация, превращение колосков в вегетативные побеги.

Степень поражения, по Донченко, может значительно варьировать, так что имеется ряд переходов от «карликов» к растениям, имеющим нормальный рост.



Фиг. 1. Слева здоровый лист овса, справа мозаичные листья

При собственных исследованиях мы имели возможность полностью подтвердить данные Донченко. Однако ею был упущен один из наиболее общих, по-видимому, признаков болезни. Мы нашли, что закукливание обычно сопровождается настоящим мозаичным рисунком, отчетливо проявляющимся на листьях и листовых влагалищах пораженных растений.

Мозаика овса, найденная нами и не описанная до сих пор в литературе, относится к типу зеленой мозаики. Рисунок ее составляется из светлозеленых полос, пунктиров и удлиненных пятен, которые проходят по листу и вытянуты параллельно направлению его нервов. Тон листа остается темнозеленым; часто более темноокрашенным, чем у здоровых растений (фиг. 1).

В зависимости от внешних условий мозаика может маскироваться. Особенно часто она маскируется у карликов, где иногда с трудом удается разыскать мозаичный рисунок на отдельных молодых листочках. В этом отношении закукливание овса напоминает розеточную болезнь пшеницы, при которой мозаика характерна лишь для рослых растений и отсутствует у карликов. К концу вегетационного периода мозаика при закукливании обычно маскируется на всех больных растениях.

Другим характерным признаком болезни является угнетение роста. В случае тяжелого поражения растения останавливаются в росте в самом начале фазы кущения (фиг. 2). Стебли развивают новые узлы, но междоузлия оказываются сильно укороченными, причем ритм их роста резко отличается от такового у здоровых или слабо пораженных растений.

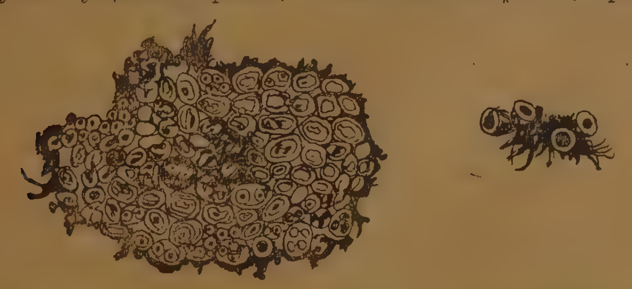
У нормальных растений удлинение междоузлий идет прогрессивно и пропорционально номеру междоузлия, т. е. второе длиннее первого, третье длиннее второго и т. д. У карликов различные междоузлия почти равны друг другу по длине, и часто последующее междоузлие может быть даже короче предыдущего.

Наряду с угнетением роста может итти и значительная деформация листьев и корневой системы. Пластинка листа суживается и в крайних вариантах становится нитевидной. Корневая система карликов

Фиг. 2. Различная степень отставания в росте у закуклившегося овса. Справа здоровое растение

значительно упрощается, и вместо сплошного войлока корней высшего порядка у здоровых растений она представлена пучком из голых вторичных корней. Очевидно, слабое развитие корневой системы способствует низкой засухоустойчивости карликов, в большом количестве отмирающих при продолжительной сухой погоде.

Другим характерным признаком закукливания является чрезмерная кустистость, отмеченная всеми авторами. Появление новых отпрысков идет с необычайной интенсивностью. Мы находили карликов, у которых насчитывалось более 130 стеблей. Поперечный срез через область узла кущения карлика, показанный на фиг. 3, представляет



Фиг. 3. Область узла кущения здорового и больного овса, представленная на поперечном разрезе

характерную картину. К концу вегетации центральные части такого куста отмирают, но с боков продолжают развиваться все новые и новые зеленые стебли. Можно думать, что при создании благоприятных условий произрастания, такие карлики могут жить значительно дольше нормального срока вегетации овса.

Так же как и рост, степень кустистости сильно изменяется в зависимости от тяжести заболевания. Нередко можно наблюдать больные растения с двумя-тремя высокими стеблями, и только у основания их образуется низкая розетка из многочисленных стебельков. Часто такая розетка по внешнему виду не отличается от настоящих карликов. Но можно находить больные растения, степень кустистости которых почти не отличается от нормальной.

Из других внешних признаков закукливания обращают на себя внимание изменения в генеративных органах. Различные части колоска претерпевают изменения в сторону развития листочков и веге-



Фиг. 4. Слева — колоски здорового овса, справа — колоски с больных растений

тативных побегов. Завязь часто удлинена, так что сильно выдается из колоска и окрашена в зеленый цвет. Нередко на месте колосков наблюдаются зеленые побеги с несколькими листочками, преобразовавшимися частями цветка. Такие колоски, конечно, стерильны.

По сравнению с нормальными у больных растений часто чрезмерно удлинены колосоножки, и, наоборот, в других случаях они так редуцированы, что колоски тесно прижаты к главной оси. На фиг. 4 представлен ряд уродливых колосков больных растений в сравнении со здоровыми колосками (слева).

Цитологическое исследование закукливания

Цитологические наблюдения на живом и частично на фиксированном материале проведены Суховым.

Нужно отметить, что с обнаружением на больном овсе мозаики появился еще один признак, сближающий заболевание овса с вирусной болезнью озимой пшеницы, описанной Mc Kinney.

Мозаичная, или розеточная, болезнь озимой пшеницы, по Mc Kinney, характеризуется, как и закукливание, подавленным ростом, приводящим часто к карликовости, стерильностью колоса и мозаикой на листьях и листовых влагалищах.

При цитологическом исследовании мозаичных листьев пшеницы Mc Kinney обнаружил внутриклеточные включения, названные им

Х-телами и представляющие собой вакуолярные тельца преимущественно шаровидной формы, различного размера — от нескольких микронов до размеров клеточного ядра и больше. Эти включения он находил только в тканях больных растений. У здоровых растений они отсутствовали.

Естественно, что мы попытались найти подобные включения при закукливании овса. Для цитологического исследования мы брали мозаичные листья как карликов, так и рослых мозаичных растений.

Для контроля служил здоровый овес, воспитанный под изолятором.

Свежие срезы с живых листьев помещались в каплю воды или глицерина, в некоторых случаях в каплю 3% формалина. На этих срезах очень скоро удалось установить, что клетки светлозеленых участков мозаичных листьев часто содержат в виде включений вакуолярные тельца. По величине и внешнему виду эти тельца очень похожи на включения, описанные Mc Kinney для мозаичной пшеницы. Они часто встречаются в клетках паренхимы листа и листовых влагалищ. Форма их по большей части округлая, хотя встречаются и овальные, и амебообразные удлиненные тельца. По структуре они довольно разнообразны. Некоторые из них представлены шариком с большой центральной вакуолью (фиг. 5), другие несут по несколько крупных и малых вакуолей. Строма телец представляется более или менее гомогенной. В молодых листьях тельца бесцветны, имеют гиалиновый вид, размеры их невелики. В клетках более старых листьев тельца становятся крупнее, и параллельно старению листа они приобретают коричневый оттенок. Крупные тельца достигают размеров клеточного ядра и могут превосходить его. Количество телец обычно не превышает одного для отдельной клетки, но можно находить клетки с двумя или тремя вакуолярными включениями. Положение телец относительно ядра, насколько удалось заметить, случайно. Иногда они лежат возле самого ядра, иногда удалены от него.



Фиг. 5. Различные формы Х-тел из клеток мозаичного листа овса

Как правило, тельца лежат в протоплазме и в клеточных вакуолях не встречаются. В темнозеленых участках больного листа телец нет или они там встречаются в виде исключения и имеют небольшие размеры. Это заставило предположить, что они являются специфическими для участков, пораженных мозаикой.

Сходные включения, кроме листьев и листовых влагалищ, были также обнаружены в клетках корней мозаичных карликов. Особенно много вакуолярных телец было обнаружено в побелевших листьях или в розовых листьях с накопленным антоцианом.

То обстоятельство, что антоцианирование наблюдается и у здоровых растений, побудило исследовать отмирающие, но еще тургоресцирующие листья у здорового овса. Велико было удивление, когда совершенно сходные включения были обнаружены и здесь. Это совсем по-новому поставило вопрос о внутриклеточных включениях при мозаике у злаков.

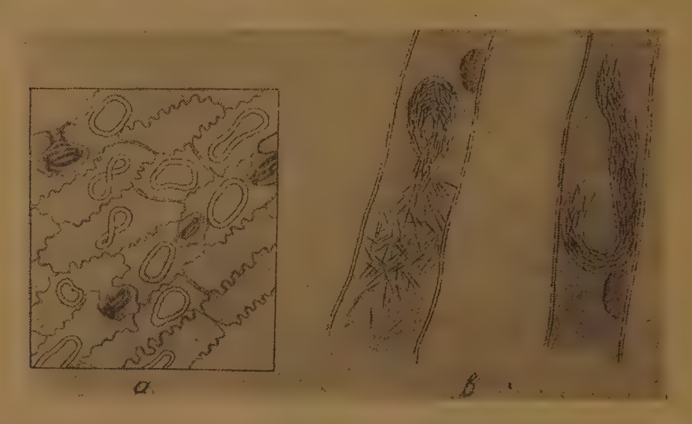
Кроме здорового овса вакуолярные тельца были найдены также

в желтых тургоресцирующих листьях здоровой пшеницы и ячменя. Mc Kinney, говоря о найденных им включениях у мозаичной пшеницы, указывал на двоякое возможное их значение: они являются или возбудителями болезни, или продуктом патологической секреции клетки.

Находка подобных же телец в стареющих листьях здоровых растений с несомненностью показывает, что вакуолярные тельца являются результатом патологической секреции, которая в случае мозаики обусловливается болезнью, а в случае здоровых растений — старением, т. е. целым комплексом физиологических изменений клетки.

Как указывалось, найденные у овса X-тела по внешнему виду не отличаются от тел Mc Kinney, и, поскольку у здоровой пшеницы в отмирающих листьях подобные тела также были найдены, не остается сомнения относительно общности происхождения X-тел у пшеницы и у овса, в виду чего включения Mc Kinney также следует отнести к числу продуктов секреции, а не за счет возбудителя болезни.

Большой интерес представляют другие включения, найденные при цитологическом изучении больного овса. В клетках больных растений были найдены игольчатые образования, повидимому, кристаллы, нередко очень многочисленные. В эпидермисе эти образования часто сосредоточены вблизи ядра. Длина их значительна и может в несколько раз превосходить диаметр ядра.



Фиг. 6. а. Белковые кристаллы в эпидермисе листа больной закукливанием кукурузы. b. Распад гигантских кристаллов на мелкие игольчатые кристаллы

В 1938 г. Сухов, продолживший исследование этих включений, нашел, что они представляют собой одну из стадий в образовании белковых включений в клетках больных растений. Оказалось, что закуклившиеся злаки в клетках пораженных листьев часто содержат гигантские белковые включения очень своеобразной формы в виде колец, восьмерок, перевитых жгутов или более сложных петлистых фигур. По своей форме эти включения имеют большое сходство с белковыми кристаллами, известными у кактусовых, например, у видов Epiphyllum. Ряд реакций говорил в пользу белковой их природы, они оказались растворимыми в воде, коагулировали в спирте и в сулемовом фиксаторе Ценкера, показывали положительную миллонову реакцию и избирательно красились фуксином. Вовк показал, что они перевариваются пепсином, т. е. действительно ведут себя, как белковые тела. По внутренней структуре эти образования оказались сложными и часто показывали распад на составляющие их игольчатые кристаллы. Распад одного крупного включения часто приводит к образованию большой массы тонких кристаллов, которые иногда заполняют собой почти всю

клетку (фиг. 6). Белковые включения во всех случаях были найдены только в клетках больных растений. Поиски их в тканях здоровых растений, выращенных в условиях изоляции, дали отрицательный результат. По данным Смирновой, они не были также ни разу найдены у здорового овса, собранного в Московской области, где закукливание, повидимому, отсутствует. Эти результаты позволяют заключить, что белковые кристаллы являются специфическими спутниками закукливания и могут служить хорошим диагностическим признаком. Нам эти кристаллы помогли уже идентифицировать закукливание на ячмене, просе и кукурузе.

Первоначальные данные о возрастании общего и белкового азота у больных растений основывались на анализе азота в целом растении. Однако, если здоровый овес имеет хорошо развитый стебель, то у больного овса основную массу составляют листья (карлики). Поэтому эти данные не дают сравнимой картины.

М. Н. Воробьева определила общий и белковый азот отдельно в листьях здоровых и больных растений, причем существенной разницы в количестве азота — общего и белкового у больных и здоровых растений не обнаружила.

Влияние на закукливание условий культуры овса

С целью выяснить природу заболевания нами, кроме прямых экспериментов, были предприняты некоторые наблюдения, а также собрана литература относительно различных факторов, могущих влиять на течение болезни.

Если говорить о литературных данных, то здесь трудно найти какие-либо прочно установленные закономерности. Предшественники, повидимому, не оказывают заметного влияния на поражение закукливанием.

Степень поражения закукливанием в сильной мере зависит от сроков посева. В более поздних посевах болезни меньше и протекает она более легко. На табл. 1 видно, как понижается отношение между карликами и мозаичными некарликовыми растениями при поздних посевах. Однако, сравнимыми являются посевы только данного земельного массива. Если же участки посевов расположены в различных местах, то сравнение между ними может давать иные отношения.

Таблица 1

Степень поражения овса в зависимости от сроков посева

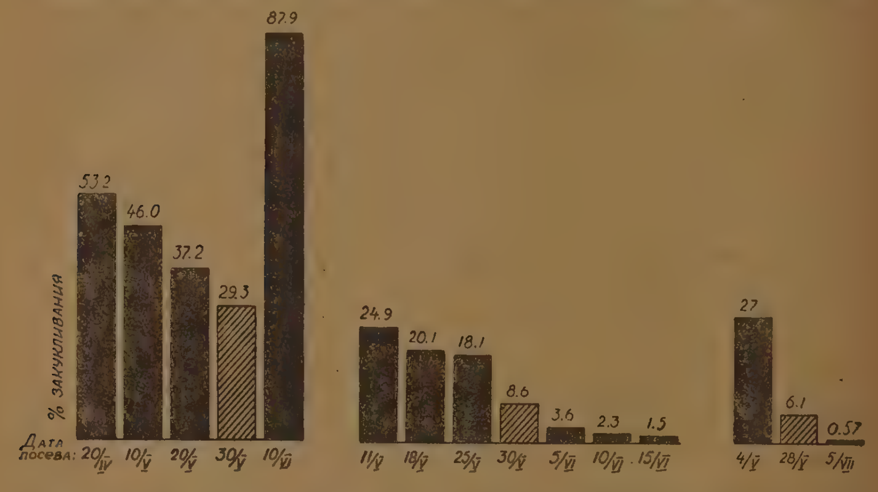
Дата посева	Общее число учтенных растений	Общий % больных растений	В том числе			Отношение карликов к остальным больным раст.
			% карликов	% резко мозаичных	% слабо мозаичных	
4/V	843	52.7	27.0	12.2	13.5	51.2
28/V	734	29.0	6.1	2.0	20.9	21.1
5/VII	520	6.3	0.57	—	5.7	10.0

Так, например, посев 28/V 1937 г. в селекционном питомнике показал более значительное поражение овса, особенно сорта «Лоховский», по сравнению с посевом 4/V, находившимся на участке фитопатологической лаборатории.

Однако, данные Проничевой и Ржанова совпадают с нашими в том, что наиболее благоприятный срок посева, когда болезнь появляется

в минимальном количестве, выпадает на 30/V. Более ранние посевы, как правило, поражены сильнее. С другой стороны, еще более поздние посевы в отдельные годы могут давать значительный прирост заболевания (фиг. 7).

Учитывая сходное поведение закукливания в зависимости от сроков посева в столь различных областях, как Приамурье, Забайкалье и Омская область, мы можем сделать заключение, что высевание овса в последних числах мая является наиболее благоприятным для значительного снижения процента закукливания. Мы не беремся предрешать рентабельность посевов овса именно в этот срок. Помимо закукливания, и скорее с преимуществом перед ним, на выбор рационального срока посева влияет целый комплекс факторов метеорологического и агротехнического порядка. Поздний срок посева может оказаться просто опасным для урожая. Тем не менее мы можем дать в руки



Фиг. 7. Различное поражение овса закукливанием в зависимости от сроков посева (слева направо—по Проничевой 1929 г., по Ржанову 1935 г., по Сухову и Вовку 1937 г.)

агрономов ключ к пониманию связей между сроками посева овса и процентом закукливания.

Донченко, Проничева и Ржанов отмечают, что с повышением густоты посева закукливание становится меньше. Ржанов даже рекомендует использовать разреженный посев для испытания сортов овса на закукливание. Мы также смогли отметить, что на делянках питомника, где посев редкий, больных растений значительно больше, чем в густом хозяйственном посеве. Но и в этом последнем карлики, главным образом, концентрируются на краях посева. Внутри же посева карликов мало, и больные растения представлены, главным образом, рослыми мозаичными экземплярами. Не всегда, однако, в густом посеве снижен процент больных растений. Учет закукливания на ячмене показал, что процент больных растений в густом и редком посевах сходен, но зато резко различно проявление болезни. В редком посеве преобладают сильно угнетенные, стерильные карликовые формы, в густом посеве больные растения достигают значительного роста и плодоносят. Таким образом, густой посев создает условия для выздоравливания, хотя и неполного, пораженных растений.

Вначале мы предполагали, что этот эффект в густых посевах вызывается этиолированием. Можно было себе представить, что стимул к повышенному росту, даваемый затенением, преобладает над угнетаю-

щим рост влиянием закукливания. Shapovalov and Lesley показали, например, что затенение помидоров способствует их устойчивости к желтухе. Помидоры могут быть инфицированы, но болезнь не развивается, растения остаются внешне здоровыми и дают урожай. Но достаточно подвергнуть их обычному освещению, как таившаяся до того инфекция быстро проявляется в форме типичной желтухи.

Наши опыты по искусственному этиолированию овса такого эффекта не дали, и в ряде изоляторов мы получили высокий процент карликов.

Повидимому, большую роль в различных поражениях густых и редких посевов играет их водный режим. Выше указывалось, что закуклившиеся растения при быстро растущей листовой поверхности имеют слабо развитую корневую систему, в результате чего недостаток влаги в почве особенно сильно должен на них сказаться. Напомним, что и Ржанов отмечает появление многочисленных карликов в условиях засушливости. Ввиду указанного на селекционных станциях, где закукливание часто является бичом, расстраивая многолетние опыты, следует избегать широкорядных посевов. Что же касается хозяйственных посевов, то здесь следует избегать пониженных норм высева. Наряду с этим перед агрономами возникает задача определить возможное дополнительное загущение посевов, так как в этом направлении можно было бы искать меры борьбы с закукливанием.

Наши наблюдения над яровизированным овсом показали, что яровизация заметного влияния на закукливание не оказывает. Это же в свое время отметила и Донченко.

Глубина заделки семян не влияет на процент и степень поражения овса. В экспериментальных целях мы произвели сверхглубокий посев с заделкой семян на глубину 17 см. Такой глубокий посев стимулирует проростки к сильному вытяжению, которое мы хотели использовать в противовес угнетающему рост действию закукливания. Однако, в условиях, способствующих сильному росту, зараженные растения переставали расти и превращались в карликов.

Опыты по определению инфекционности закукливания

Для определения инфекционности закукливания нами были поставлены опыты по искусственному заражению овса соком больных растений. Заражение производилось различными способами, и для него брались растения на различных стадиях, но, главным образом, на стадии двух-трех листочков. Часть растений инокулировалась на делянках без изоляции, часть в вегетационных сосудах в стерильной земле под марлевыми изоляторами. Для последнего опыта сосуды с землей стерилизовались сухим жаром в дезинсекционной камере при 100° С.

Сок для заражения получался следующим образом: листья и стебли мозаичных карликов и резко мозаичных некарликовых растений растирались в фарфоровой ступке, и затем зеленая кашица отжималась через марлю. Дальнейшего очищения сока не производилось.

Инокуляция не дала нам положительного результата. Общий процент больных растений среди инокулированных в поле почти равен проценту, найденному на контрольных делянках, т. е. никакого сдвига в сторону увеличения процента больных растений искусственным заражением мы не получили. Что же касается растений, инокулированных в условиях изоляции, то здесь из 548 растений не заболело ни одно.

В нашем распоряжении оставался еще один метод — сращивание больных растений со здоровыми.

На эту работу нами был затрачен значительный труд, не давший, однако, достаточно удовлетворительных результатов. Нам не удалось получить прочного и длительного срастания. Срастание по большей ча-

сти происходило лишь на время (8—10 дней), а затем под давлением добавочных корней, развивающихся в оперированных узлах, шов срастания обычно разрывался, и сращиваемые компоненты теряли связь друг с другом. Повидимому, в результате слабых связей между больными и здоровыми растениями в нашем опыте мы смогли получить передачу заболевания лишь в 2 случаях из 49, чего, конечно, для обобщений недостаточно.

Роль почвы в передаче закукливания

Инфекционная мозаика озимой пшеницы, описанная Mc Kinney, передается почвой. Как указывалось выше, внешние признаки закукливания овса и мозаики пшеницы очень сходны. Поэтому можно было предполагать известное сходство и в механизме передачи обеих болезней. В опытах 1937 г. болезнь под изоляторами отсутствовала.

В 1938 г. опыт был нами повторен. Результаты его показаны на табл. 2.

Таблица 2

Опыты с изоляцией посева овса от насекомых (1938)

№ опыта	Дата посева	Дата учета	Стадия растений в момент покрытия изоляторами	Число изоляторов	Под ними учтено растен.	Из них больных	% больных
Опыт № 1	12/V	10/VII	Немедленно после посева	32	4 548	—	—
Контроль без изоляции . .	»	»	—	—	5 294	125	2.3
Опыт № 2	30/V	6/VII	Немедленно после посева	55	8 137	—	—
Контроль без изоляции . .	»	»	—	—	23 774	193	0.8
Итого после изоляции . .	—	—	Немедленно после посева	87	12 685	—	—
Итого по контролю	—	—	—	—	29 068	318	1.09
Опыт № 3	30/V	7/VII	Стадия 1—2 листа	2	310	2	0.64

Другой опыт должен был учесть возможность заражения посева насекомыми до покрытия его изолятором. Для этого мы покрыли изоляторами проростки овса, когда у них уже развивался второй лист. Несмотря на небольшое количество растений в этом опыте, при учете 7/VII мы нашли 0.64% больных растений.

Эти опыты ясно говорили против участия почвы в передаче заболевания. Однако, мы поставили опыты еще более доказательные. В этом случае вегетационные сосуды с землей были стерилизованы сухим жаром в дезинсекционной камере при 100° С. После посева в них овса сосуды без изоляции были поставлены на делянках с овсом, сильно пораженным закукливанием. В этих сосудах выросло 439 растений. Учет, произведенный через месяц после посева, показал, что 307 растений, или 69%, были поражены закукливанием. Таким образом посев овса в почве, взятой непосредственно из-под больных растений, не болеет, если его защитить изолятором, и, с другой стороны, даже в стерилизованной почве возникает массовое поражение, если только изолятор отсутствует и вокруг на делянках имеются в изобилии больные растения. Подобный же опыт, но проведенный на участке, где процент закукливания был очень низок (0.8%), показал отсутствие болезни в сосудах со стерильной землей. Осенью 1937 г. мы простерилизовали

2% формалином участок в 10 м², окопанный со всех сторон глубокой канавой. На глубину лопаты вся почва участка была перемешана с раствором формалина. Весной 1938 г. на этом участке был посеян овес и поблизости на нестерилизованной почве были засеяны контрольные делянки. Результат был следующий: на стерилизованной формалином земле из 2000 растений заболело 25, т. е. 1.25%, в контроле из 1600 растений заболело 9, т. е. 0.6%. Таким образом, стерилизация почвы формалином нисколько не предохранила посев от заболевания. В связи с этими данными следует отметить работы омского энтомолога Кулика (не опубликовано), который еще в 1929 г. показал, что предварительная обработка почвы перед посевом такими веществами, как сероуглерод, 2% марганцевокислый калий, 1% сулема, цианистый кали и 12% формалин, не оказывает заметного влияния на процент закукливания. В то же время, по данным Mc Kinney и Webb, обработка почвы формалином полностью предохраняет посевы пшеницы от розеточной болезни, передающейся через почву. Все приведенные опыты с полной ясностью показывают, что в отличие от розеточной болезни озимой пшеницы закукливание овса почвой не передается. Характерные же результаты этих опытов убедительно говорили за участие в передаче этой болезни насекомых.

Особенно эффектный результат дали нам опыты с частичной изоляцией. В этом случае мы пользовались небольшими марлевыми изоляторами, укреплявшимися на каркасе. Изоляторы ставились сразу после посева. По мере подрастания проростков в марле изоляторов делались небольшие отверстия, через которые вытягивались наружу кончики отдельных листьев. При такой постановке опытов мы создавали для растений те же условия произрастания, что и под обычными изоляторами, и вместе с тем открывали возможность проникновения к ним насекомых. Табл. 3 показывает, что в случае частичной изоляции под многими изоляторами (8.5%) появились больные растения, причем под отдельными изоляторами, несмотря на незначительное количество прикрытых растений, иногда концентрировалось довольно много больных экземпляров, например, на 23 растения — 10 больных, на 10 растений — 5 больных, на 24 растения — 10 больных, на 15—8 больных и т. д. Именно так должна была бы вести себя болезнь в случае проникновения под изолятор насекомого-переносчика.

Таблица 3

Опыты по частичной изоляции (1938)

Дата посева	Дата учета	Число изоляторов	Под ними учтено растений	Число изоляторов с больными растениями	% изоляторов с больными растениями	% больных растений
12/V	15/VII	364	8317	31	8.5	1.3

Весь комплекс опытов с изоляторами и со стерилизованной землей неизменно указывал на участие в передаче болезни насекомых. Поэтому естественно, что в дальнейшем первой своей задачей мы поставили нахождение переносчика закукливания.

Опыты по определению переносчика закукливания

В 1937 г. нами ставились ориентировочные опыты с тлями и трипсами. Насекомые брались с листьев закуклившихся растений и переносились на здоровые проростки овса, воспитанные под изоляторами. Из 400 опытных растений ни одно не заболело. Виды тлей и трипсов, участвовавших в опыте, определены не были.

В 1938 г. опыты с этими насекомыми были повторены и опять-таки с отрицательными результатами. Тли и трипсы действительно, повидимому, не переносят закукливания. В соответствии с этим стоит тот факт, что эти насекомые в условиях Омска появляются на посевах довольно поздно, в то время как закукливание особенно сильно поражает ранние и сверхранние посевы.

В 1938 г. нами были поставлены опыты и с рядом других насекомых: с различными клопиками (виды, кроме хлебного клопика, не определены) и тремя видами цикадок — Delphax striatelia, Deltocephalus striatus и Cicadula sexnotata. Опыты с клопиками дали отрицательный результат. Такой же результат показали опыты с Deltocephalus striatus и Cicadula sexnotata. Переносчиком закукливания оказалась темная цикадка Delphax striatella Fall *).

Методика основных опытов с Delphax striatella сводилась к следующему. Насекомые, как половозрелые формы, так и личинки всех возрастов, ловились в посевах овса, сильно пораженных закукливанием, после чего подсаживались на больные растения в марлевых колпаках, где выдерживались 5—6 дней. Такое подкармливание цикадок на больных растениях должно было создать наибольшую гарантию их инфицирования. После этого цикадки в различных количествах, от 10 до 70 штук, подсаживались под марлевые или мадеполамовые изоляторы, застекленные с двух сторон и имеющие каждый в отдельности площадь в 0.5 м². Овес высевался под изоляторами с таким расчетом, чтобы к началу опыта проростки имели не больше 2—3 листочков. Рядом с опытными изоляторами ставились контрольные, куда насекомые не подсаживались. Другим контролем служил овес, открыто растущий на делянках вокруг изоляторов. Как видно из табл. 4, закукливание переносит Delphax striatella. Процент поражения овса закукливанием в отдельных изоляторах достигал почти 100%. Средний процент по 28 изоляторам был также высок — 67.1.

В этих же опытах мы смогли точно установить инкубационный период закукливания, равный 7—9 дням.

Специально поставленные опыты показали, что достаточно одной цикадке пробыть на проростке овса только одни сутки, чтобы растение уже заболело. Поэтому нужно думать, что в опытах с изоляторами многие растения заражались уже в первый день опыта, что и позволяет нам заключать о продолжительности инкубационного периода болезни, считая от дня закладки опыта и до появления первых признаков болезни.

Самым первым симптомом болезни в условиях экспериментов с цикадками была зеленая мозаика на листьях. Уже вторые листочки часто показывали на седьмой день мозаичный рисунок из светлозеленых пунктиров и полосок. Одновременно этот же срок в 7—9 дней является критическим для роста заболевших растений. Оказалось, что отставание больных проростков в росте совпадает с появлением мозаики, и, следовательно, карликовость тоже определяется рано, т. е. на 7—5 день. В то время как в последующие дни растения, оставшиеся здоровыми, показывают значительный рост, мозаичные растения почти не разрастаются в высоту и вскоре начинают давать отпрыски, развитие которых приводит постепенно к образованию розетки, характерной для закукливания овса. С течением времени мозаика может маскироваться. Особенно часто она маскируется на розетковидных карликах, в то время как рослые больные растения сохраняют ее резко выраженной.

Экспериментально полученные больные растения показывали все признаки типичного закукливания. Кроме мозаики и карликовости, они

---

*) Этот же вид переносит вирусную болезнь Stripe Disease риса в Японии.

Таблица 4

Опыты по инфицированию овса темной цикадкой

№ изоляторов	Дата посева	Дата учета	Колич. внесен. цикадок	Учтено раст.	Из них больных	Из них		% больных
						карлики	не карлики	
1	30/V	7/VIII	30	139	135	115	20	97.1
2	30/V	7/VIII	40	119	55	38	17	46.2
3	30/V	7/VIII	38	77	63	54	9	81.8
4	30/V	7/VIII	10	43	35	20	15	81.3
5	30/V	7/VIII	50	165	45	17	28	27.2
6	30/V	7/VIII	40	152	99	38	61	65.1
7—61	30/V	6/VIII	—	8137	—	—	—	—
62	30/VI	14/VIII	50	78	77	77	—	98.7
63	30/VI	14/VIII	80	92	87	41	46	94.5
64	30/VI	14/VIII	40	96	40	36	4	41.6
65	30/VI	14/VIII	37	98	65	55	10	66.3
66	30/VI	14/VIII	40	76	73	72	1	96.0
67	30/VI	14/VIII	30	60	58	53	5	96.6
68	30/VI	14/VIII	21	76	66	58	8	86.8
69	30/VI	14/VIII	30	59	43	40	3	72.9
70	30/VI	14/VIII	75	73	61	60	1	83.5
71	30/VI	14/VIII	15	67	28	27	2	41.7
72—75	30/VI	14/VIII	0	406	—	—	—	—
76	11/VII	14/VIII	20	66	46	45	1	69.6
77	11/VII	14/VIII	15	61	52	40	12	85.2
78	11/VII	14/VIII	23	57	50	45	5	87.7
79	11/VII	14/VIII	20	78	33	32	1	42.3
80	11/VII	14/VIII	20	86	35	33	2	40.4
81	11/VII	14/VIII	20	71	60	55	5	84.5
82	11/VII	14/VIII	30	61	19	17	2	31.1
83	11/VII	14/VIII	20	77	56	56	—	72.7
84	11/VII	14/VIII	80	75	71	71	—	94.6
85	11/VII	14/VIII	15	68	57	53	4	83.8
86	30/VI	14/VIII	4	71	26	22	4	36.6
87	30/VI	14/VIII	4	78	21	19	2	26.9
88—90	11/VI	14/VIII	—	205	—	—	—	—
Итого по опытам с цикадкой			897	2319	1556	1289	267	67.1
Итого по контролю			—	8748	—	—	—	—

проявляли чрезмерное кущение с образованием розеток. Развивающиеся метелки показывали характерное уродство цветов, и в тканях листьев можно было находить мелкие игольчатые и гигантские протеиновые кристаллы. Интересно отметить, что, несмотря на большое количество вносимых под изоляторы цикадок и на поздний срок учета, что позволяло болезни проявиться на растениях, позже зараженных, мы не имели ни одного изолятора, где бы все растения на 100% были поражены закукливанием. Трудно думать, чтобы оставшиеся здоровыми растения просто не были затронуты цикадками. Вероятнее предположить, что часть растений оказывается стойкой к заболеванию, и это, на наш взгляд, создает предпосылки к индивидуальному отбору по устойчивости к закукливанию. Подтверждение этому дали опыты с микрокамерами.

В этом случае в целлулоидную камеру помещалась одна цикадка, предварительно кормленная 5—6 дней на больном овсе. Камера укреплялась на кончике последнего листа (обычно третьего) и оставлялась там на сутки. По истечении суток камера с цикадкой снималась и переносилась на новое растение. Опыт велся под марлевыми изоляторами. Всего растений в односуточном опыте было 13, заболело из них 6, при-

чем 4 оказались карликами, а 2 рослыми мозаичными растениями. 7 растений, т. е. несколько больше 50%, остались здоровыми. К сожалению, бывшие на них цикадки не были проверены на других растениях. Возможно, что они почему-либо не были инфицированы и не могли передать болезни. Но тот факт, что заболевший овес при очень сходных условиях заражения дал резко различную картину заболевания, выразившуюся или в образовании сильно угнетенных карликов, или рослых, незначительно страдающих растений, — говорит за крупные различия в восприимчивости отдельных растений к болезни. Для уточнения экспериментов с насекомыми мы поставили ряд опытов, где овес воспитывался не только под изоляторами, но и в стерилизованной земле. И в этом случае Delphax striatella неизменно вызывала закукливание. Далее нами была проверена способность переносить закукливание личинками и половозрелыми самцами и самками отдельно. Оказалось, что темная цикадка в состоянии переносить болезнь независимо от стадии или пола (табл. 5).

Таблица 5

Опыты по перенесению закукливания Delphax striatella

Стадия и пол	Количество внесенных цикадок	Учтено растений	Заболело: карликов	Заболело: рослых мозаичных	Процент больных
Личинки различных возрастов	20	59	42	4	77.9
Взрослые самцы	20	69	45	—	65.2
Взрослые самки	20	84	35	—	41.6

Таблица 6

Соотношение между количеством цикадок под изолятором и процентом закукливания

№ изоляторов	Количество растений, приходящихся на одну цикадку	% больных растений
1	0.9	94.6
2	1.1	94.5
3	1.5	98.7
4	2.0	81.8
5	2.1	31.1
6	2.9	46.2
7	3.3	69.6
8	3.3	27.2
9	4.1	85.2
10	4.3	81.3
11	17.7	36.4
12	19.5	26.9

Если рассматривать соотношение между количеством внесенных цикадок, количеством опытных растений и процентом закукливания, то полной пропорциональности здесь установить не удастся, хотя в общем чем меньше растений приходится на одну цикадку, тем выше процент заболевания. Однако, и при редком сравнительно заселении цикадками процент заболевших растений может быть довольно высок. Так, например, внесение 4 цикадок под один изолятор с 71 растением дало 36.6% больных растений, и в другом изоляторе 4 цикадки на 78 растений вызвали 26.9% закукливания. Наряду с этим большое количество цикадок не всегда гарантировало пропорционально высокий процент заболевания. В одном опыте, например, на одну цикадку приходилось 2 растения, и процент болезни был 81.8%, во втором опыте при 2.1 растения на одну цикадку процент болезни достиг всего 31.1%, т. е. меньше, чем в третьем опыте, где на одну цикадку приходилось 17.7 растений при 36.6% закукливания (табл. 6).

Эта относительная пестрота результатов показывает, что отношение между вирусом закукливания, цикадкой и растением довольно сложно и не может быть представлено простой схемой. Очевидно, целый ряд условий влияет на инфицирование овса темной цикадкой. Сюда могут

относиться и невосприимчивость отдельных растений, и неспособность отдельных цикадок переносить болезнь, а также ряд влияний со стороны внешних условий, таких, как влажность, температура, инсоляция и т. п.

Выше мы уже отмечали, что условия, неблагоприятные для произрастания овса, например, засуха, способствуют наиболее тяжелому течению болезни. С другой стороны, инфекционная сила вируса в теле цикадки может зависеть от внешних влияний. По Kunkel, Cicadula sexnotata при 31—32° С теряет способность переносить желтуху астр.

Степень проявления болезни, повидимому, мало зависит от количества цикадок, посетивших данное растение. В опытах с минимальным количеством цикадок (4 цикадки на 78 растений) также преобладали сильно угнетенные карликовые формы, как и под изоляторами с большим количеством цикадок. В опытах с микрокамерами, когда на растение приходилась только одна цикадка, к тому же удалявшаяся по истечении суток, также преобладали карлики. Повидимому, нужен какой-то минимум вируса, достаточный для полного развития болезни. Дальнейшее прибавление вируса заметным образом на проявлении болезни уже не сказывается. Сходные указания мы находим у K. M. Smith, согласно которому увеличение числа инфицированных насекомых на одно растение не увеличивает тяжести заболевания, а лишь повышает вероятность заражения.

Как уже указывалось, для заражения проростков овса цикадкой достаточно одних суток. Желая ориентировочно определить скорость распространения вируса в тканях растения, мы через сутки обрывали лист, на кончике которого помещалась цикадка, и обычно все же получали заболевание, из чего следует, что вирус закукливания распространяется по растению со скоростью не меньшей, чем несколько сантиметров в сутки.

Опыты с микрокамерами убеждают нас, что закукливание ведет себя, как настоящая инфекционная болезнь. Трудно предположить, чтобы простое энтомологическое повреждение или интоксикация со стороны цикадки могли сопровождаться закономерным инкубационным периодом, чтобы кратковременного пребывания цикадки на растении было бы при этом достаточно для получения наиболее тяжелых форм болезни и т. д.

В согласии с первоначальным мнением проф. Мурашкинского мы считаем закукливание вирусной болезнью. Это подтверждают и опыты по сращиванию. Тем не менее наш вывод должен получить последнее подкрепление в экспериментах с культурами цикадок, свободных от вируса. Действительно, если мы сможем доказать, что те же темные цикадки, но выведенные из яиц в условиях изоляции от больных растений, не дают поражения типа закукливания и, наоборот, вызывают болезнь после подкормки на пораженных растениях, мы с несомненностью установим инфекционный характер болезни.

В пользу инфекционной природы закукливания говорит и характер его распространения. Темные цикадки встречаются повсеместно по Союзу, и в случае энтомологической природы закукливания эта болезнь должна была бы иметь повсеместное распространение. Между тем, по имеющимся до сих пор данным, ареал закукливания более или менее замкнут в пределах Предуралья и Сибири *).

В связи с определением Delphax striatella как переносчика закукливания естественно возникает вопрос, как действует вирус на самого переносчика и в каком виде цикадка сохраняет в своем теле инфекционное начало.

Внешние, поверхностные наблюдения не позволили нам отметить

*) По данным Зажурило, болезнь, сходная с закукливанием, встречается на овсе в Воронежской области.

каких-либо особенностей в поведении инфицированных темных цикадок. Отрицательный ответ мы получили и при предварительном исследовании слюнных желез и пищеварительного тракта цикадок, фиксированных 70° спиртом и формалином. Клетки этих органов не содержат, повидимому, никаких включений, которые можно было бы связать с элементами вируса или с продуктами, возникшими под его влиянием. Отрицательный результат при подобных поисках известен и для других вирусных болезней растений. Dobroscky специально с этими целями исследовал внутренние органы цикадки Euscelis striatulus, переносчика вирусной болезни cranberry false blossom, и другой цикадки — Cicadula sexnotata, переносчика инфекционной желтухи астр, и не смог найти никаких различий в клетках инфицированных и свободных от вируса насекомых. Повидимому, наша методика еще недостаточно совершенна для таких определений.

Тем не менее мы должны принять, что вирус в том или ином виде находится в теле переносчика. Получив отрицательные результаты при инокуляции овса соком больных растений, мы сделали попытку заражать овес кашицей из инфицированных цикадок. Для этого на лист молодого проростка овса насыпалось небольшое количество мелкого карборунда, туда же помещалась цикадка, которая растиралась пальцем. Одновременно карборунд ранил поверхность листа. Из 70 растений, инокулированных таким способом, ни одно не заболело. Другие 107 проростков овса были инокулированы энтомологической иглой через цикадку в лист или в пазуху листа. Здесь также не удалось получить ни одного больного растения.

Возможно, что вирус закукливания является неустойчивым и легко разрушается при выделении из живой клетки. С другой стороны, большую роль в успешном заражении могут играть способы инокуляции, и деликатный укол, осуществляемый сосательным аппаратом цикадки, является, возможно, наиболее совершенным средством заражения.

Таблица 7

Поражение овса закукливанием в зависимости от отдаленности делянок от основного посева (1938)

Расстояние от основного посева в м	Учтено растений	Из них больных	% больных
0	439	307	69.9
1.5	883	163	18.4
120	547	43	7.8

После того как нами был установлен переносчик закукливания, естественно возник вопрос о корреляции между плотностью заселения посевов цикадками и процентом больных растений в полевых условиях. В одном из селекционных питомников Сибниизхоза, который выделялся необычайно плотным заселением цикадками, нами 30/VI был произведен посев овса на разном отдалении от основного посева, произведенного 15/V и являющегося местом скопления цикадок. Как видно из табл. 7, новый посев в сосудах со стерильной землей находился в зоне основного посева, причем сосуды мы устанавливали в местах наибольшей концентрации больных растений. Темных цикадок здесь было очень много. Процент больных растений в сосудах при учете составил 69%. Второй посев на делянках был расположен всего лишь в 1,5 м от основного, однако бросалось в глаза, что цикадок здесь было значительно меньше. Процент больных растений для этого посева был 22,6%. Следующий посев на делянках был отделен от основного черным паром и находился от него на расстоянии 120 м. Здесь встречались только единичные экземпляры темных цикадок, процент болезни также был низок — 8.5%.

В этом опыте зависимость между количеством цикадок и процентом

больных растений выступила с полной отчетливостью. Однако, условия опыта на небольшой территории питомника не обеспечивают данных, которые можно было бы широко обобщить.

Закукливание пшеницы

Кроме овса, закукливание поражает ряд других злаков. Потапов в 1926 г. отметил сильнейшее поражение овса, ячменя и пшеницы на посевах в Тулунской опытной станции. Проничева указывает на поражение карликовостью твердых и мягких пшениц, овса, ржи, ячменя, кукурузы и проса. Бучин (не опубликовано) отмечает, что с продвижением от Кирова на восток к Забайкалью закукливание захватывает новые культуры, и если на западе страдает от него главным образом овес, то при продвижении на восток поражению подвергается ячмень, а затем и пшеница.

Закукливание на пшенице изучено пока слабо, что объясняется, по-видимому, незначительным ущербом, причиняемым этой культуре заболеванием. Для того чтобы устранить возможную путаницу, следует отметить, что у пшеницы в Америке и у нас в Союзе известно инфекционное заболевание, внешне очень сходное с закукливанием, но совершенно отличной от него природы. Розеточная, или мозаичная, болезнь озимой пшеницы, впервые описанная Mc Kinney, выражается, как и закукливание, в угнетении роста пораженных растений, что часто приводит к карликовости. Наряду с этим имеет место чрезмерное кущение. Мозаика, как правило, появляется на рослых больных растениях и маскируется на карликовых. Разрастания завязей в колосках при этой болезни не встречалось. Поражает розеточная болезнь, кроме пшеницы, ячмень и рожь. Овес слабо болеет. Передается болезнь через почву.

В связи с большим сходством розеточной болезни с закукливанием приходится быть осторожным в идентификации той или иной мозаичной болезни на пшенице.

Потапов (1926), например, отмечает на Тулунской станции: «лет 5—7 тому назад страдали (закукливанием), главным образом, овсы и ячмени, последние три года — пшеницы».

Возможно, конечно, что какие-нибудь специфические условия изменили соотношение в поражении различных культур, но нельзя забывать и о возможности смешанной инфекции. Отсутствие болезни на овсе и высокий ее процент на пшенице сильно говорят против того, чтобы эта болезнь была закукливанием. Возможно, что на Тулунскую станцию была занесена розеточная болезнь пшеницы, и в годы, когда закукливание было сведено к минимуму, она отчетливо выделилась на посевах пшеницы.

Мурашкинский, отметивший затруднение в диагностике вирусной болезни пшеницы в Западной Сибири, пишет: «Имел ли место переход заболевания овса на пшеницу или вирус пшеницы завезен с посевным материалом, выяснить в настоящее время нельзя».

Проничева отмечает высокий процент поражения твердой (84.8%) и мягкой (38.4%) пшеницы, но эти цифры касаются только разреженных экспериментальных делянок в селекционном питомнике. При сплошном посеве на больших делянках болезнь почти отсутствует. О сколько-нибудь заметном поражении хозяйственных посевов пшеницы Проничева не упоминает.

Таких указаний мы не имеем и в дальнейшей литературе, из чего можно заключить, что эта болезнь для пшеницы не имеет такого значения, как для овса.

По нашим наблюдениям, в Омске пшеница в 1937, 1938 гг. не имела заметного поражения закукливанием. В посевах пшеницы не так уж

редко можно было находить экземпляры с мозаикой на листьях, сходной по типу с овсяной мозаикой, однако заметного угнетения в росте на таких экземплярах не наблюдалось, кустистость не отличалась от нормальной, и из урожая эти растения не выбывали. Повидимому, те сорта пшеницы, которые были под нашим наблюдением, отличаются большой устойчивостью к закукливанию. Следующий опыт показал, что мозаика овсяного типа на пшенице действительно представляет собой закукливание.

Для этого опыта мы собирали Delphax striatella внутри пшеничного массива (сорт Мильтурум 0321) в одном случае на расстоянии 20 м, в другом на расстоянии 100 м от овсяной защитки. Брались только бескрылые личинки первых возрастов. Личинки Delphax обычно мало подвижны, держатся только одного куста, который редко покидают, и если перемещаются, то недалеко, забиваясь обычно между стеблей возле их основания. Это давало большую гарантию тому, что взятые для опыта личинки питались только на пшенице и получить вирус от овса не могли. Личинки с пшеницы были внесены 11/VII под два изолятора с проростками овса по 40 экземпляров на изолятор. 14/VIII учет показал, что под одним изолятором заболело 7 из 56 растений (12.6%) и под другим 14 из 66 растений, т. е. 21.2%. В обоих случаях процент оказался значительно ниже, чем в экспериментах с перенесением закукливания с овса на овес. Это стоит в соответствии с незначительным поражением пшеницы. Повидимому, часть цикад в опыте была неинфицирована.

По нашим наблюдениям, закукливание на пшенице проявлялось только мозаикой на листьях. По Проничевой, закукливание пшеницы выражается, помимо усиленного кущения и низкорослости, в отсутствии плодоношения, причем разрастания завязей, которое происходит у овса, у пшеницы не наблюдается. Тяжелые формы поражения пшеницы в опытах Проничевой, возможно, зависели от восприимчивости участвовавших в опыте сортов. Некоторые сорта пшеницы, повидимому, вполне иммунны к закукливанию. Например, Гордеиформе 010, сорт, испытывавшийся нами в опытах с Delphax striatella, не дал ни одного больного растения, хотя в этом опыте на 54 растения было подсажено 60 темных цикадок, предварительно подкормленных на больном овсе. Потапов в качестве иммунных отмечает сорта пшеницы № 81 и 916.

Какого-либо сильно пораженного сорта пшеницы под Омском мы не нашли. На основании наших данных и литературы можно предположить, что в условиях хозяйственных посевов закукливание на пшенице не вызывает серьезного хозяйственного ущерба. Однако, не исключается возможность сильной поражаемости отдельных восприимчивых сортов пшеницы. С этой стороны вопрос должен еще изучаться. Наличие же у пшеницы иммунных или слабо страдающих сортов делает простой задачу борьбы с закукливанием на этой культуре.

Закукливание ячменя

Ячмень заметно страдает от закукливания. Симптомы болезни проявляются на нем несколько иначе, чем на овсе. Тяжелые формы здесь также представлены низкорослыми карликами с повышенной кустистостью, но характерные для овса мощные розетки, имеющие до 100 и более стеблей, у ячменя отсутствуют. Мозаика на листьях и листовых влагалищах по рисунку тождественна с овсяной мозаикой. В противоположность овсу карлики ячменя редко маскируют мозаику. Рослые больные растения, по мере развития, маскируют мозаику на старых листьях. Угнетенные карликовые формы имеют стерильный колос, однако разрастания завязей, что характерно для закуклившегося овса,

у ячменя мы не наблюдали. Рослые больные растения обычно завязывают семена и из урожая не выбывают.

Анатомо-цитологические данные для больного ячменя те же, что и для овса. В светлозеленых участках листьев в клетках находятся X-тела и довольно многочисленные белковые кристаллы, представленные гигантскими петлистыми формами или мелкими игольчатыми образованиями. Во флоэме карликов так же, как и у закуклившегося овса, наблюдается значительное развитие некрозов.

Опыты с Delphax striatella строго установили возможность перенесения закукливания с овса на ячмень (табл. 8). Эти же опыты показали, что ячмень является более устойчивым к болезни, чем овес, и дает относительно меньший процент стерильных карликов.

Таблица 8

Опыты по перенесению закукливания овса на различные зерновые культуры (1938)

Название культуры	№ изолятора	Дата посева	Дата учета	Источник закукливания	Количество внесенных цикадок	Учтено растений	Из них больных		% больных
							карл.	не карл.	
Ячмень	1	30/VI	14/VII	Овёс	40	101	6	27	32.8
» контрольный	2	»	»	—	—	108	—	—	0
»	3	11/VII	14/VIII	Овес	20	68	1	3	5.7
»	4	»	»	»	30	66	2	19	31.8
»	5	»	»	Ячмень	40	71	12	1	18.3
Овес	6	»	»	»	45	79	2	22	30.3
Ячмень контрольный	7	»	»	—	—	80	—	—	0
Просо	8	25/VII	24/VIII	Овес	40	109	—	5	4.5
» контрольное .	9	»	»	—	—	98	—	—	0
Овес	10	11/VII	14/VIII	Пшеница	40	56	—	7	12.5
»	11	»	»	»	40	66	—	14	21.2
Рожь яровая									
» яровая контрольная	12 13	15/VII »	» »	Овес —	50 —	74 75	— —	— —	0 0
Пшеница	14	1/VII	31/VII	Овес	54	60	—	—	

Густота посева сильно изменяет течение болезни на ячмене. В густом посеве, даже при высоком проценте поражения, больные растения неплохо растут и плодоносят и отличаются от здоровых растений лишь мозаикой на листьях и незначительным отставанием в росте.

Обследование различных сортов ячменя показало, что иммунных к закукливанию среди них нет. Тем не менее закукливание в условиях Омска значительно менее вредоносно для ячменя, чем для овса. В условиях же густых хозяйственных посевов болезнь в 1937—1938 гг. просто не оказала заметного влияния на урожай. Важно отметить, что в 1928—1929 гг., когда закукливание достигло своего кульминационного пункта, уничтожая посевы овса, на ячмене оно вовсе не было отмечено (Донченко, Мурашкинский, Ячевский). Наряду с этим в условиях разреженных селекционных посевов закукливание на ячмене может достигать значительного развития, и Проничева, например, отмечает поражение ячменя на Амурской опытной с.-х. станции в 1929 г. до 72.7%. На селекционном питомнике ячменя при плотном его заселении Delphax мы нашли 27.5—37.5% закукливания, причем на разреженном посеве (междурядье 40 см) основная масса больных растений была представлена стерильными карликами, в то время как рядом на небольших, но густых делянках при том же проценте поражения ячмень колосился и был довольно ровным по росту. Очевидно, имея меньшую

чувствительность к закукливанию, чем овес, ячмень особенно легко сопротивляется угнетающему действию болезни в условиях густых посевов. Оздоровляющее действие густых посевов на овсе сказывается в значительно меньшей степени.

Резюмируя наблюдения, проведенные над ячменем, можно сказать, что эта культура поражается меньше овса и что болезнь в густых посевах не дает большого ущерба для урожая. В условиях же редких селекционных посевов, а также в отдельные годы массового распространения болезни закукливание и здесь может приносить значительный ущерб.

Закукливание ржи

Заболевание ржи карликовостью отмечено Проничевой. Мы под Омском не смогли обнаружить заметного поражения ржи закукливанием. Нам удалось найти лишь несколько больных экземпляров, у которых была хорошо выраженная мозаика овсяного типа. Яровая рожь, которая участвовала в опытах с темной цикадкой, оказалась иммунной и не дала ни одного больного растения.

Закукливание проса

Просо подвержено заболеванию, которое выражается у него угнетением роста, приводящим к карликовости, и различной степенью стерильности. Кустистость при этом остается нормальной. Мы нашли, что больные растения проса неизменно показывают на листьях мозаику, которая отличается от овсяной меньшей регулярностью пятен и пунктиров. В клетках светлозеленых участков листьев найдены были белковые кристаллы того же типа, что и у овса. Опыты с D. striatella доказали переход закукливания с овса на просто. Вредоносность болезни для этой культуры значительна, так как большая часть пораженных растений имеет недоразвитую метелку. Среди исследованных сортов иммунных не оказалось.

Закукливание кукурузы

В опытах Проничевой кукуруза также поражалась карликовостью. Мы имели в своем распоряжении небольшой, случайный посев кукурузы, состоявший всего из 176 растений. Из них 36 растений, т. е. до 20%, оказались больными закукливанием.

Болезнь выражалась в мозаике на листьях и листовых влагалищах и в значительном угнетении роста. 25% больных растений были настоящими карликами, не превышавшими 30 см в высоту, в то время как рост здоровых растений был около 2 м. В клетках пораженных мозаикой листьев были найдены многочисленные гигантские белковые кристаллы, которые здесь очень часто имели форму колец. Некроз флоэмы найден был и здесь.

Рослые мозаичные растения плодоносили, но карликовые все были стерильны.

Сильная пораженность кукурузы закукливанием очевидна, поэтому представляется важным обследование кукурузных хозяйств с тем, чтобы выяснить, какое место занимает закукливание в этой культуре.

Мозаика на вейнике наземной

Нами было найдено несколько экземпляров Calamagrostis epigejos Roth. с выраженными признаками мозаичной болезни: резкое отставание в росте и характерная мозаика овсяного типа на листьях. Хотя специальных экспериментов с вейником не ставилось, мы предполагаем, что мозаикой он обязан закукливанию. Нахождение закукливания

на многолетних сорняках представляет большой практический интерес, так как указывает на возможный резервуар, где вирус, перезимовывая, может сохраняться до следующего года и служить новому инфицированию посещающих сорняки D. striatella.

Однако, если судить по видимому проявлению болезни, вейник представляется очень устойчивым к закукливанию, и длительные поиски позволили нам обнаружить лишь несколько больных экземпляров.

Из других многолетних сорняков мы обратили внимание на различные виды пырея, но обнаружить на них признаков закукливания не смогли.

В личной беседе Донченко нам сообщила, что уродства цветов, похожие на таковые у закуклившегося овса, она находила также на Setaria viridis, на полыни и на Potentilla. Мы также находили уродливые метелки на Setaria viridis.

Листья таких растений обычно несут крупные светлозеленые секторы и полоски. Однако, в засоренных Setaria посевах овса под изоляторами, куда мы вносили D. striatella, Setaria неизменно оставалась здоровой, несмотря на высокую степень поражения в окружающем овсе. Возможно, конечно, что цикады предпочитали овес и сорняка не трогали. Вопрос неясен и требует дополнительных опытов.

Таким образом, среди сорняков закукливание мы смогли обнаружить только у вейника наземного, и то в единичных случаях. Очевидно, поиски должны вестись еще на других сорняках.

Однако и сейчас уже можно сделать вероятное предположение о способе зимовки вируса закукливания. В отличие от Cicadula sexnotata и Deltocephalus striatus, D. striatella зимует в виде личинок третьего возраста. В своих опытах мы выяснили, что личинки способны переносить закукливание так же, как и половозрелые особи. Поэтому весьма вероятно, что личинки, инфицированные еще с осени, перезимовывают, сохраняя в своем теле вирус, и весной, нападая на злаки, заражают их и тем быстро создают новые очаги болезни. Несомненно также, что известную роль в хранении вируса в течение зимы играют многолетние сорняки.

Поражаемость закукливанием различных видов и сортов овса

Судя по собственным наблюдениям и по литературным данным, закукливанием поражаются все бывшие под наблюдением сорта Avena sativa. В значительном проценте мы наблюдали болезнь также на A. strigosa, A. byzantina, на гибридах A. nuda × A. byzantina и A. sativa × A. fatua. По данным агронома Тулунской опытной станции, болезнью поражаются A. fatua и A. sterilis. Мурашкинский отметил также поражение A. ludoviciana.

Различными авторами делались попытки определить большую или меньшую устойчивость сортов к закукливанию. Доказанных в этом направлении данных до сих пор не имеется. Как будто намечается несколько большая устойчивость Золотого дождя, но и он в отдельные годы поражается очень сильно.

Наши опыты с цикадками показали, что далеко не все растения, подвергнутые инфицированию, заболевают.

Это создает предпосылку для индивидуального отбора по устойчивости к закукливанию и селекции овса по этому признаку. Селекционная работа в этом направлении тем более важна, что другие способы борьбы с закукливанием, такие, как применение специального срока посева, улучшение приемов удержания влаги в почве и т. п., способствуя значительному снижению процента заболевания, не избавляют от него полностью.

Заключение

Остается сказать о предположениях, касающихся природы закукливания. Повидимому, закукливание должно быть отнесено к категории вирусных болезней. Первым это предположение высказал Мурашкинский, хотя в последнее время он, очевидно, больше склонялся к экологической природе заболевания.

Мысль о вирусном происхождении закукливания возникла в связи с большим внешним сходством закукливания с известными болезнями у озимой пшеницы, описанными в Америке и у нас в Союзе. Подавленный рост, часто приводящий к карликовости, чрезмерная кустистость, придающая больным растениям характерный вид розетки, стерильность колоса — все это имеется как у мозаичных пшениц Mc Kinney, так и у больного овса.

Сходство между обеими болезнями значительно возросло, когда нами было обнаружено, что закукливание овса обычно сопровождается отчетливо выраженной мозаикой.

При дальнейших исследованиях были найдены и другие особенности, подтверждающие сходство между закукливанием и вирусными болезнями. Сюда относятся X-тела, кристаллообразные белковые включения в клетках больных растений, некроз флоэмы, характерный для многих вирусных болезней растений. Если к этому прибавить характер морфологических изменений в цветке под влиянием закукливания, где мы находим позеленение завязи, превращение различных частей цветка в листочки и т. п., то сходство с вирусной болезнью еще возрастет.

Однако, наиболее важным указанием в пользу вирусной природы закукливания явилось выделение переносчика — Delphax striatella Fall, что подтвердило предположение об инфекционности заболевания. Другим важным фактом является установление определенного инкубационного периода болезни.

Работа по изучению закукливания еще не закончена. Важнейший практический вопрос о способах борьбы с закукливанием является пока нерешенным и то, что нами добыто, представляет собой лишь предпосылки для работы в этом направлении. Основные факторы, с которыми связывается борьба с закукливанием и на которых должны сосредоточить свое внимание агрономы, представляют собой: 1) применение оптимального срока посева; 2) борьба с разреженностью посевов, с огрехами и т. п.; 3) борьба с многолетними сорняками; 4) мероприятия по удержанию влаги в почве и по созданию наиболее благоприятных условий произрастания посевов, для чего, с одной стороны, необходима хорошая обработка почвы, а с другой — отбор наиболее полноценного посевного материала.

Наиболее радикальным средством следует, однако, признать селекцию сортов овса при помощи индивидуального отбора растений, устойчивых к закукливанию.

В заключение выражаем искреннюю благодарность бывшему директору Сибнизхоза, академику Н. В. Цицину и коллективу Института, оказавшему большую помощь в работе экспедиции.

Выводы

1) Закукливание овса представляет собою инфекционную мозаичную болезнь.

2) Переносчиком закукливания является темная цикадка — Delphax striatella Fall.

3) Инкубационный период болезни для овса определен в 7—9 дней.

4) Искусственное заражение при помощи различных способов инокуляции дает отрицательный результат.

5) Опыты с изоляторами и со стерилизованной почвой показали, что закукливание почвой не передается.

6) Семенами болезнь не передается.

7) В тканях листьев и корней больных растений найдены X-тела, сходные с описанными Mc Kinney. Эти тела являются характерными для закукливания, хотя, являясь продуктом патологической секреции клетки, они возникают также при старческом отмирании листьев у здоровых злаков.

8) В клетках больных листьев обнаружены гигантские белковые кристаллы, которые иногда распадаются на многочисленные игольчатые элементы. Эти кристаллы являются диагностическим признаком.

9) В слюнных железах D. striatella и в клетках пищеварительного тракта предварительное исследование не смогло установить каких-либо включений, могущих быть связанными с закукливанием.

10) Закукливание поражает все исследованные сорта культурного овса, а также виды A. byzantina, A. strigosa, A. fatua, A. sterilis, A. nuda, A. ludoviciana.

11) Из других культурных злаков закукливанием поражается ячмень, рожь, пшеница, кукуруза и просо. Из сорняков закукливание поражает многолетний вейник наземный (Calamagrostis epigejos Roth.).

12) Предшественники заметно на процент закукливания не влияют. Но овес, посеянный по овсу, поражается сильнее, чем при других предшественниках.

13) Густые посевы поражаются закукливанием меньше, чем редкие.

14) Посевы, произведенные в конце мая, минимально поражаются закукливанием.

15) Предварительная обработка проростков холодом или высокой температурой, яровизация, глубина заделки семян при посеве не влияют на процент поражения закукливанием.

16) Работа по выяснению мер борьбы с закукливанием должна вестись в направлении выбора оптимальных сроков посева и наиболее благоприятного загущения посевов. В качестве мер, снижающих вредоносность закукливания, можно рекомендовать: а) мероприятия по удержанию влаги в почве, б) содержание паров в наибольшей чистоте, в) борьбу с сорняками, г) избегание пониженных норм высева, д) избегание овса как предшественника.

17) Особенно важной является селекционная работа по выведению сортов, устойчивых к закукливанию.

Лаборатория растительных вирусов
Институт микробиологии
Академия Наук СССР

Поступило
14. II. 1939

ЛИТЕРАТУРА

[1] Боггардт А. И., Новая болезнь овса, Н. З. У. № 3. 1934.
[2] Бондарцев А. С., Болезни культурных растений и меры борьбы с ними. 1931.
[3] Бучин П. С., К вопросу о закукливании овса в Восточной Сибири (рукопись.)
[4] Войтонис В. Ю., Итоги селекции зерновых и кормовых культур Омской области. Омск, 1935.
[5] Донченко В. С., Новая болезнь овса. Омск, 1929.
[6] Лавров Н. Н., Определитель растительных паразитов культурных и дикорастущих полезных растений. Томск, 1932.
[7] Мальцев А. И., Овсюги и овсы. 1930.
[8] Мурашкинский К. Е., Новые болезни культурных растений Зап. Сибири. 1935.
[9] Писарев В. Е., Тулунское опытное поле, В. I. Иркутск, 1916.
[10] Потапов Л., Розеточная болезнь. Земельный Работник Сибири, № 4—5, 1926.
[11] Проничева Л. Л., Карликовость овса в Амурском округе. Защита растений от вредителей, № 1—2, 1929.
[12] Ржанов Т. С., Сроки сева овса в Забайкалье. Иркутск, 1937.
[13] Салтыковский М. И., Весеннее отмирание озимых хлебов, Журн. Опытн. Агрономии, В. 6. 1928.

[14] Сумгин М. И., Вечная мерзлота почвы в пределах СССР. Владивосток, 1927.
[15] Сумгин М. И., Вечная мерзлота. Ленинград, 1934.
[16] Сухов К. С. и Вовк А. М., Мозаичная болезнь овса («закукливание»), Доклады АН СССР, т. I, № 3, 1938.
[17] Сухов К. С. и Вовк А. М., Закукливание культурных злаков и способы его распространения в природе, Доклады АН СССР, т. 20, № 9, 1938.
[18] Dobroscky I. D., Morphological and cytological studies on the salivary glands and alimentary tract of Cicadula sexnotata (Fallen), the carrier of aster yellows virus, Contrib. f. Boyce Thompson Instit., vol. 3, № 1, 1931.
[19] Dobroscky I. D., Studies on cranberry false blossom disease and its insect vector, Ibidem.
[20] McKinney, Symptoms of weat rosette compared with those produced by certain insects, U. S. Depart. of Agric. Bulletin, № 1137, 1923.
[21] McKinney, Investigations of the rosette disease of wheat and its control, J. of Agric. research, vol. 23, № 10, 1923.
[22] McKinney, The intracellular bodies associated with the rosette disease and a mosaic-like leaf-mottling of wheat, J. of. Agric. research, vol. 26, № 12, 1923.
[23] McKinney, Rosette disease of wheat and its control, U. S. Depart. agric. Bull. № 1414, 1924.
[24] McKinney, A mosaic disease of winter wheat and winter rye, U. S. Depart. of Agric. Bull., № 1361, 1925.
[25] McKinney, A mosaic of wheat transmissible to all cereal species in the tribe hordeae, J. of Agric. research, vol. 40, № 6, 1930.
[26] McKinney, Differentiation of viruses, causing green and yellow mosaics of wheat, Science, vol. 73, № 1902, 1931.
[27] Kunkel L. O., Studies on aster yellows, American Journal of botany, vol. XIII, № 10, 1926.
[28] Shapovalov and Lesley, Effect of shading on the rate of development of tomato yellows, Phytopathology, vol. 21, № 1, 1931.
[29] Smith K. M., Virus diseases of plants and their relationship with insect vectors, Biological Reviews, vol. VI, № 3, 1931.
[30] Webb R. W., Soil factors influencing the development of the mosaic disease in winter wheat, Journ. of Agr. Research, 35, 1927.
[31] Webb R. W., Further studies on the soil relationships of the mosaic disease of winter wheat, Journ. Agr. Research, 36, 1928.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Série biologique Серия биологическая

И. Д. ЧУМАК

ИЗУЧЕНИЕ НОВОГО УСТОЙЧИВОГО К АЦЕТОНУ ШТАММА АЦЕТОНО-ЭТИЛОВЫХ БАКТЕРИЙ, В СВЯЗИ С ВОЗМОЖНОСТЬЮ ПОВЫШЕНИЯ КОНЦЕНТРАЦИЙ ПРОИЗВОДСТВЕННЫХ ЗАТОРОВ

Бурный темп развития нашей тяжелой промышленности вызывает к жизни и заставляет быстро осваивать целый ряд подсобных производств химических и биохимических.

Одной из таких новых отраслей промышленности является производство ацетона.

Спрос, предъявляемый на ацетон у нас в Союзе, очень велик и потребность в нем отнюдь нельзя считать удовлетворенной.

В настоящее время более рентабельным надо считать биохимический путь получения ацетона.

Биохимическое получение ацетона возможно по линии применения двух типов брожений: ацетоно-бутилового и ацетоно-этилового.

Первое направление изучалось и заграницей, и у нас в Союзе группой сотрудников под руководством проф. Шапошникова, начиная с 1930 г. Это изучение привело к постройке первого в Союзе большого ацетоно-бутилового завода, пущенного в 1934 г. и успешно работающего.

Второе — хотя и обследовано значительно меньше, но представляет большой интерес.

Получающиеся в нем продукты: ацетон и этиловый спирт, всегда и неизменно находят себе спрос, тогда как нельзя того же сказать о бутиловом спирте, получающемся в больших количествах при ацетоно-бутиловом брожении. Для того, чтобы иметь возможность отвечать потребностям страны в тех или иных продуктах, необходимо освоить оба пути получения ацетона.

Ацетоно-этиловое брожение согласно данным иностранной литературы (Schardinger 1905 г., Bakonji 1926—1936 г., Northrop 1919 г., Peterson, Fred, Verhulst 1921 г.) может осуществляться двумя видами бактерий: Bac. macerans Schardinger и Bac. acetoethylicus (Northrop).

Однако, при внимательном изучении описаний указанных бактерий не получается уверенности, что отличия между этими двумя бактериями достаточны для разделения их на два вида.

Разделение их основывается на сбраживании различных сахаров, но так как штамм Шардингера по своим бродильным способностям значительно слабее штамма Нортропа, то можно предположить, что отсутствие сбраживания галактозы и левулезы на неорганическом источнике азота (считающееся главным отличительным признаком) у штамма Шардингера можно объяснить его ослабленностью, а не видовым отличием.

Некоторые отличия отмечаются также в размерах бактерий. Так, Schardinger указывает для Bac. macerans длину в 4—6 μ при ширине в 0.8 μ, а Northrop для Bac. acetoethylicus 4—6 μ на 0.2—0.3 μ.

Однако, последующие исследователи не обнаружили таких больших

величин для ширины тела Bac. macerans. Захаров (1934 г.), принимая выделенный им вид за Bac. macerans, дает длину 3.5—6.3 μ, ширину 0.5—0.6 μ. Пазюк же (1936), давая ту же ширину 0.4—0.5 μ, принимает описываемый ею вид за Bac. acetoethylicus. Таким образом, мы не считаем строго установленным отличие этих двух видов, и в дальнейшем, приводя характеристику одного из выделенных нами штаммов, называем его Bac. acetoethylicus, так как это название более характеризует описываемый нами организм с точки зрения его биохимических функций.

В ы д е л е н и е к у л ь т у р ы. Выделение бактерий проводилось в высоких пробирках (40 см³) с кусками картофеля и мела, залитыми водопроводной водой (среда стерильная).

Заражение проводилось гнилым картофелем, причем выбирались клубни, мякоть которых превратилась в жидкую кашицу. Эта кашица и применялась для заражения.

Зараженные пробирки опускались в кипящую водяную баню на разный срок: ½ часа, 1—2 часа, и затем остужались и оставлялись при температуре 38—40° С. Из пробирок, в которых наступало брожение, делались пересевы на чашки Петри с картофельным агаром. Во многих случаях загрязняющей формой являлся Bac. mesentericus, который быстро развивался и мешал выделению колоний. Добавка к среде в пробирках небольших количеств ацетона (по Бакони) не останавливала развития Bac. mesentericus. Из чашек Петри отдельные колонии пересевались на картофельную среду. После нескольких перевивок на чашки Петри и выделения из 1 колонии культура под микроскопом не обнаруживала никаких признаков, могущих вызвать сомнение в чистоте.

Картофельные культуры имели приятный яблочный запах. Таким образом было выделено несколько культур. Некоторые из них после пробы на сбраживание были отброшены, и два особенно активных штамма «Ia» и «BH» были взяты для дальнейших сравнительных изучений.

Интересным моментом является выделение культуры «BH» из картофельного клубня, найденного в пруду, где мыли картофель. Внутри клубня была кашица из разложившихся тканей, одетая снаружи твердой частью. Клубни поднимались и плавали по поверхности воды. Выделение из этих клубней было особенно удачным потому, что условия пребывания этих клубней на дне пруда в условиях уменьшенного содержания кислорода не были благоприятны для развития Bac. mesentericus и потому при выделении на чашках Петри получалась почти сразу чистая культура ацетоно-этиловых бактерий.

Детальное сравнительное изучение показало, что первый из изученных штаммов (Ia) обладает более высокими бродильными показателями, на нем мы и остановились.

Х а р а к т е р и с т и к а к у л ь т у р ы. Культура Ia дает за 5 дней хорошую мацерацию картофеля.

Для ведения культуры и для опытов мы применяем картофель, нарезанный узкими длинными кусочками, причем берем 25—30% (весовых) картофеля ко всему объему среды. Через 4—5 дней все кусочки картофеля превращаются в кашеобразную массу.

М о р ф о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Бактерии — тонкие, довольно длинные палочки (дл. 2.75—8.5 μ в зависимости от возраста культуры; шир. 0.3—0.4 μ). Чаще одиночные, изредка по 2 (фиг. 1). Подвижность хорошая. Споры терминальные; раздувание палочек перед спорообразованием не сильное. Окраска по Граму отрицательная. Метиленовой синькой и фуксином красится хорошо. Колонии на чашках Петри на картофельном агаре вначале маленькие прозрачные и

цельнокрайние; быстро разрастаются, достигая через 48 часов 0.3—0.5 см в диам. (позже до 0.8 см). Края колоний чаще становятся лопастевидными (на 5—7-й день), лопасти довольно широкие. На 3—4-й сутки в середине колонии наблюдается появление темного участка, по самому краю идет светлая кайма; в промежутке между ними видна зональность (фиг. 2).

При изучении под микроскопом пробы из центра колонии обнаружены почти только одни споры; в следующих зонах имеется смесь палочек без спор, спороносных палочек и свободных спор. И, наконец, светлая зона по краю содержит только палочки без спор.

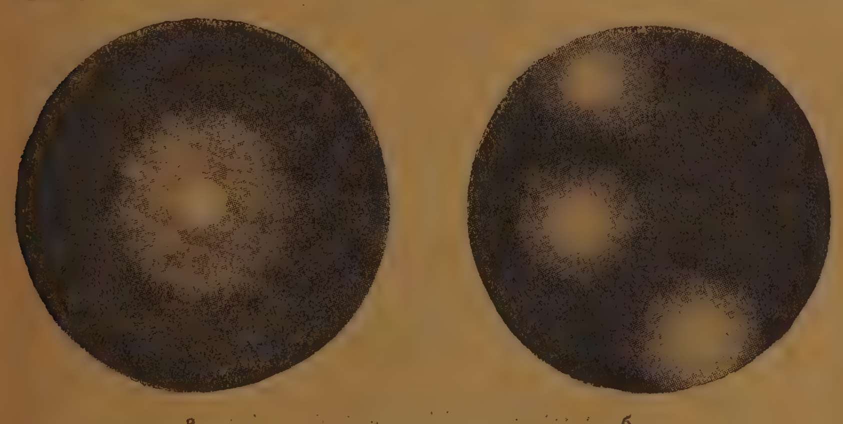


Фиг 1. Вид бактерий из 3-суточной культуры на картофельном заторе.

Культуральная характеристика. Желатина (мясо-пептонная) разжижается медленно, только на 4-й день начинается легкое разжижение с поверхности. На чашках Петри с желатиной — компактные колонии с ровным краем, беловатые; через 5—6 дней желатина разжижается.

На косом агаре (картофельном) — слабый поверхностный рост на 3-и сутки.

В молоке (лакмусовом) через 24 часа замечается обесцвечивание внизу пробирки; молоко свертывается и заметно газовыделение: через 40 часов выделился сгусток казеина и появилось хорошо заметное газовыделение. К этому времени весь субстрат обесцвечивается, кроме поверхностного слоя, который приобретает красновато-сиреневую окраску.



Фиг. 2а и б. Вид колоний на картофельном агаре (4-суточная культура)

На мясо-пептонном бульоне. Рост есть; помутнение жидкости через 2—3 дня; на дне появляется хлопьевидный осадок.

На картофеле с водопроводной водой (с мелом). Энергичное газовыделение и подъем картофеля; выделение слизи. При встряхивании куски картофеля распадаются (мацерация).

Отношение к углеводам. Среда: 1% пептона (Witte) + 2% мела + 2% углевода, стерилизация в аппарате Коха, t° опыта

27—28° C для сравнения с данными (Northrop'a). Опыт длится 1 месяц.

Сбраживаются следующие углеводы: раффиноза, крахмал, глюкоза, арабиноза, манноза, галактоза, лактоза, сахароза, декстрин, левулоза, ксилоза.

На первом месте по силе сбраживания стоят раффиноза и крахмал. Ксилоза сбраживается чрезвычайно слабо. Лактат кальция не сбраживается.

Характер брожения в зависимости от концентрации углеводов

Брожение проводилось в бутылях, снабженных затворами с H_2SO_4. Взвешивание бутылей по ходу брожения дает представление о газовыделении.

На основании этих данных строились кривые скоростей газовыделения (количество граммов газа, выделенного 1 литром среды за час).

Все опыты проводились при наличии избытка мела и периодическом помешивании.

Для заражения опытных сосудов бралась суточная культура, представлявшая собой 3—4-й пересев от спор. Оживление спор и ежедневные пересевы велись на картофельной среде. Анализ продуктов проводился следующим образом: определение ацетона — по иодометрическому методу Мессингера-Гудвина, этилового спирта — методом окисления.

Углеводы мы определяли после 3-часового гидролиза с 2% HCl по Бертрану, и приведенные в таблицах числа в графе «углеводы» получены именно таким образом и выражены по глюкозе.

Вопрос о концентрации затора встает при всех бактериальных брожениях. Естественно, что производство стремится к увеличению концентрации затора в целях сокращения числа загрузок аппаратов. Предельная концентрация может лимитироваться в одних случаях чисто технологическими причинами (вязкость, густота затора), в других — микробиологическими. Последний случай мы имеем, с одной стороны, когда получающиеся в брожении продукты в известных концентрациях угнетают, а затем останавливают брожение, с другой — тогда, когда при густом заторе бактерии медленно распространяются по затору и тем затягивается период разбраживания.

Угнетение продуктами брожения наблюдается, например, в ацетоно-бутиловом брожении, где концентрация бутилового спирта выше 1% уже начинает определенно вредно сказываться на брожении (Чекан, 1935 г.), отчего там и нельзя считать рациональным большое повышение концентрации затора.

В ацетоно-этиловом брожении, где бутиловый спирт не образуется, есть основание предполагать, что предел концентрации может быть значительно повышен. Образующиеся при этом брожении ацетон и этиловый спирт в отношении 1 : 2.7—2.5 значительно менее вредны для бактерий, однако высший выносимый предел ацетона для ацетоно-этиловых бактерий точно не был установлен. Поэтому мы ввели этот вопрос в число задач нашего исследования.

Однако надо думать, что возможное повышение концентрации сильно зависит и от рабочего штамма бактерий. Поэтому необходимо было испытать отношение к различным концентрациям затора выделенного и изученного нами штамма бактерий. По литературным данным (Бакони) нормальной надо считать концентрацию затора в 7% кукурузной муки (4% крахмала), при этом выхода растворителей на крахмал получаются около 40%; при 8% муки (5% крахмала) — выхода 35%.

Таким образом при повышении концентрации затора выхода ра-

створителей на крахмал падают. Однако при описании производственного брожения Бакони рекомендует сравнительно высокие концентрации затора в 40% картофеля или 10% муки. Кроме того, по его же данным, в случае повышения концентрации изменяется отношение ацетона к этиловому спирту в сторону относительного уменьшения этилового спирта. Первую серию опытов мы провели на концентрациях картофеля от 25 до 45%, имея в виду указания Бакони о снижении выходов на более высоких концентрациях. В виду большой крахмалистости картофеля концентрация на крахмал у нас получилась значительно более высокая (от 5.5 до 10% по крахмалу).

Результаты этих опытов сведены в табл. 1.

Таблица 1

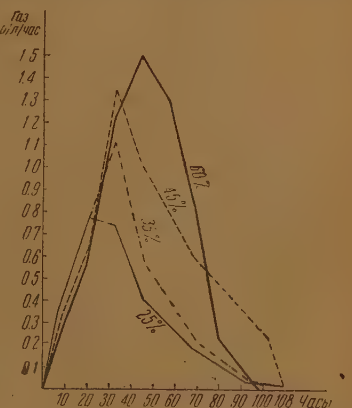
Влияние концентрации затора на ацетоно-этиловое брожение

Концентрация картофеля (%)	Начальное количество углеводов (%)	Конечное количество углеводов (%)	Количество сброженных углеводов (%)	Начальное количество углеводов по крахмалу (%)	Газ (г/л)	Ацетон (г/л)	Спирт (г/л)	Растворители (г/л)	Выход растворителей на сброженные углеводы (%)	Выход растворителей на данный углевод (%)	Выход растворителей на данный крахмал (%)	Отношение ацетон: спирт	Время брожения, в сутках
25	6.15	0.43	5.72	5.54	38.8	5.80	15.43	21.23	38	34.5	38.3	1:2.71	5
35	8.61	0.45	8.16	7.74	49.2	6.90	20.79	27.69	34	32.4	35.7	1:2.73	5
40	9.84	0.97	9.74	8.86	59.6	8.02	21.67	29.69	30.4	30.1	33.5	1:2.70	6
45	10.07	1.20	9.87	9.96	67.2	9.27	25.74	35.01	35.4	31.6	35.1	1:2.77	4.5

Мы видим прежде всего, что при повышении концентрации до 45% по картофелю (11% углеводов — 9.96% по крахмалу) количество сброженного сахара, а также образованных ацетона и спирта продолжает увеличиваться, недоброд остается небольшой.

Если для сравнения с данными Бакони выразить выхода по крахмалу, то получаем и для 35% затора и 45% высокие значения (35% от крахмала). Повышение концентрации затора в указанных пределах в противоположность указаниям Бакони для брожений на кукурузном заторе не приводит к уменьшению выходов по крахмалу.

Кривые газовыделения на всех концентрациях вполне нормальные, максимум газовыделения — в начале вторых суток, причем скорость газовыделения доходит до 1.35 г на 1 л (затора в час) (фиг. 3). Затем мы перешли к более высоким концентрациям углеводов, и табл. 2 дает результаты этой серии опытов. Приведенные в таблице данные показывают, что концентрация затора в 50% картофеля (12.68% по углеводам — 11.4% по крахмалу) дает повышение выходов продуктов соответственно сброженному сахару.



Фиг. 3. Кривые скорости газовыделения при ацетоно-этиловом брожении на картофельных заторах различных концентраций

Брожение заканчивается удовлетворительно с недобродом меньше 1% сахара. Выхода на данный крахмал держатся на высоком уровне (около 40%), совершенно не оправдывая данных Бакони по этому вопросу.

Таблица 2

Влияние концентрации затора на ацетоно-этиловое брожение

Концентрация картофеля (%)	Начальное количество углеводов (%)	Конечное количество углеводов (%)	Количество сброженных углеводов (%)	Начальное количество углеводов по крахмалу (%)	Газ (г/л)	Ацетон (г/л)	Спирт (г/л)	Растворители (г/л)	Выход растворителей на сброженные углеводы (%)	Выход растворителей на данные углеводы (%)	Выход растворителей на данный крахмал (%)	Отношение ацетон : спирт	Время брожения в сутках
45	11.41	0.49	10.87	10.27	61.4	9.61	28.92	38.53	35	33.76	37.5	1:2.9	5
45	11.41	0.53	10.82	10.27	61.8	9.92	27.90	37.82	35	33.14	36.8	1:2.8	5
50	12.68	0.87	11.81	11.41	70.8	11.48	33.26	44.74	37	35.28	39.2	1:2.8	5
50	12.68	0.96	11.72	11.41	67.2	11.38	32.30	43.68	37	34.44	38.3	1:2.9	5

Повышение концентрации затора до 60% картофеля создает большие трудности для проведения лабораторных опытов. Затор получается чрезвычайно густой, что затрудняет измерение объема, взятие средних проб и, главное, перемешивания (опыты велись без мешалок), бактерии не проникают в более плотные участки затора и часть крахмала не сбраживается. Выход продуктов составил в этом случае — 12.2 г ацетона на литр при 14% первоначального сахара. Чтобы избежать указанных недочетов в дальнейшем, работа с высокими концентрациями проводилась двумя путями.

Таблица 3

Концентрация затора	Газ (г/л)	Ацетон (г/л)	Спирт (г/л)	Соотн. ац. : сп.	Конечн. сахар (г/л)	Время брожения
60% картофель (кусочками)	75.28	12.19	29.66	1 : 2.43	17.5	5 суток
60% картофель + 2% солода	88.8	14.26	34.5	1 : 2.4	13.5	5 суток

Первый из них — осолаживание картофельного затора ячменным солодом (2—3%); при этом среда несколько разжижается. Как видно из таблицы 3, приводящей результаты двух параллельных брожений на 60% картофельном заторе без осолаживания и с осолаживанием, сбраживание в последнем случае проходит более полно и выхода получаются более высокие. Ацетона было получено 14.26 г/л. Количество спирта несколько снижается. Таким образом, для приводимых высоких концентраций начального сахара (14—15%) наблюдается некоторое смещение в отношении ацетона к спирту в пользу ацетона.

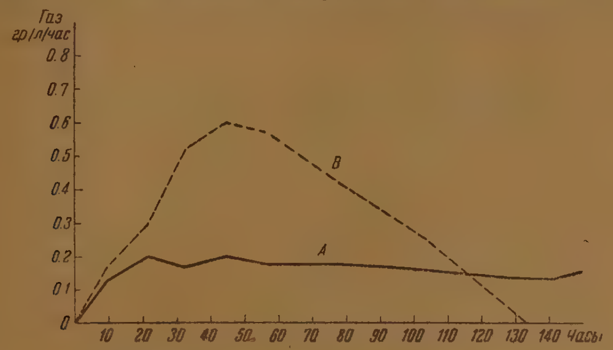
Другой путь повышения концентрации затора шел в направлении прибавки к картофельному затору продуктов, содержащих большее количество углеводов, чем картофель. Такими веществами могут служить крахмал, кукурузная и ржаная мука и т. п.

Прибавление к картофельному затору крахмала прежде всего связывается с вопросом о соотношении в этом заторе азотистых веществ и углеводов. Вопрос о том, насколько полно используются бактериями азотистые вещества 45—50% затора и нельзя ли увеличением содержания углеводов в заторе использовать их более полно, представляет большой практический интерес. Наши опыты с прибавкой крахмала показали, что это возможно в определенных пределах. К 40% затору было прибавлено 1.7% крахмала, т. е. 16.6% от всего крахмала затора,

сбраживание получилось достаточно полное (недоброд 0.7%) и выхода продуктов нормальные. То же наблюдалось при небольших добавках крахмала к 50% затору. Однако итти далее по линии добавки крахмала не представлялось целесообразным, ввиду того, что вязкость затора при этом чрезвычайно увеличивалась.

В дальнейшем мы перешли к опытам с добавкой муки к картофельному затору. Из различных сортов муки мы остановились на кукурузной по следующим соображениям: этот сорт муки более дешев по сравнению, например, с пшеничной или ржаной, менее ценен, как пищевое сырье, и, с другой стороны, он более крахмалист, чем, например, ржаная мука.

Однако уже в литературе (Пазюк) мы встречаем указания на то, что брожение на кукурузе протекает слабо и замедленно. Выделенный нами штамм сбраживал затор из кукурузной муки почти нацело, но чрезвычайно медленно (11—12 дней). Предполагая, что в кукурузном заторе имеется недостаток подходящих форм азота, мы провели опыты с прибавлением к кукурузному затору азота в виде аммонийной соли [0,5% $(NH_4)_2SO_4$]. Полученные результаты выражаются двумя кри-



Фиг. 4. Кривые скорости газовыделения при ацетоно-этиловом брожении на кукурузном заторе (*А*) и на том же заторе с добавкой сернокислого аммония (*В*)

выми фиг. 4, из которых одна (А) дает скорость газовыделения в опыте на кукурузном заторе, другая (В) на том же заторе с аммонийной солью. В последнем случае брожение идет значительно энергичнее и заканчивается гораздо раньше. Из этого опыта совершенно ясно, что кукуруза является неполноценным сырьем для ацетоно-этилового брожения именно в силу недостатка усвояемых форм азотистого питания. Другой опыт подтвердил эти данные. К 10%-ному кукурузному затору был прибавлен сок из картофеля, без крахмала (слит декантацией); на таблице 4 приведены данные этого опыта.

Таблица 4

Брожение на кукурузном заторе с добавкой картофельного сока

Среда	Начальн. сахар г/л	Конечн. сахар г/л	Газ г/л	Ацетон г/л	Спирт г/л	Выход раствор. несбр. сахара	Время брожения
6% кукур. б/сока	48.3	2.23	24.68	4.1	13.26	38%	11 суток
10% кукур. б/сока	80.5	3.88	42.8	6.8	18.72	33.3%	12 »
10% кукур. + сок из 10% картоф.	82.5	3.1	46.2	7.6	18.85	35%	8 »
5% кукур. + сок из 20% картоф.	40	3.0	24.8	3.87	10.2	38%	5 »

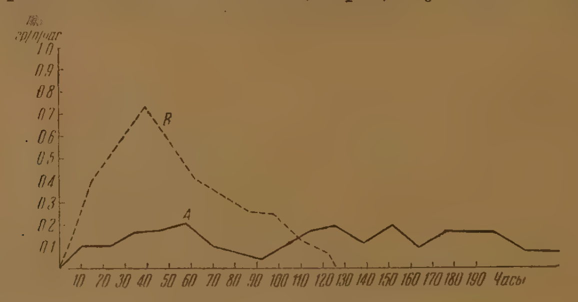
В случае прибавки картофельного сока брожение шло значительно энергичнее и заканчивалось за 8 дней, тогда как брожение в контроле (10% кукурузн. муки) длилось 12 дней. Меньшие концентрации кукурузной муки (5%) сбраживаются с прибавлением сока за 5 суток с очень малым недобором.

Таким образом смеси из картофеля и кукурузной муки надо считать целесообразными, так как кукуруза дает высококрахмалистый материал, а картофель — подходящее азотистое питание. Опыты сбраживания таких смесей дали положительные результаты, что видно из табл. 5.

Таблица 5

Среда	Начальн. сахар г/л	Конечн. сахар г/л	Газ г/л	Ацетон г/л	Спирт г/л	Выход растворит. несбр. сах.	Время
5% кукур.+20% карт.	83.0	3.4	45.4	8	21.7	37.3%	5 суток
10% » + 10% »	104.7	4.7	57.8	10.48	30.3	40%	6.5 »

Резкая разница в ходе кривых газовыделения в опытах с добавкой и без добавки картофеля заметна на фиг. 5. Прежде чем закончить вопрос о сбраживании высоких концентраций углеводов, следует оста-



Фиг. 5. То же на кукурузном заторе (*A*) и на смеси кукурузного затора с картофелем (*B*)

новиться на возможности влияния на бактерии повышенных доз ацетона и на установлении норм его, выносимых бактериями.

Поэтому был проведен опыт добавки перед заражением к картофельной среде (35%) различных количеств ацетона от 0.2 до 2%.

Как следует из приводимой таблицы 6, даже 2% ацетона не останавливают жизнедеятельности бактерий, и содержание ацетона в бражке постепенно по ходу брожения возрастает до 2.5%.

Таблица 6

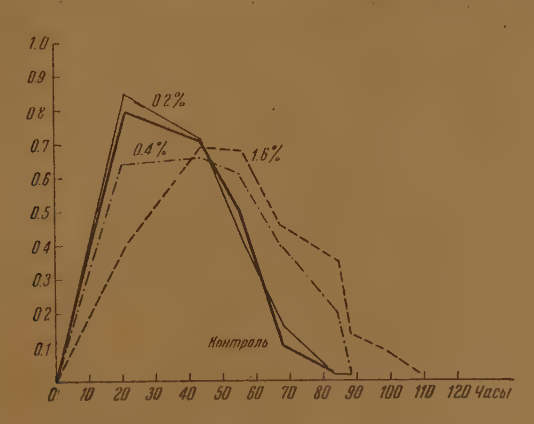
Среда	Начальн. сахар г/л	Конечн. сахар г/л	Газ г/л	Ацетон в конце брожения г/л	Выдел. ацетона в проц. брож. г/л	Время
35% картофеля ацетона	79.35	7.	45.87	7.54	7.54	5.5 суток
35% » + 1.98 г/л .	79.35	6.5	49.63	9.07	7.1	5.5 »
35% » + 3.96 г/л .	79.35	6.2	48.3	10.36	6.4	6.5 »
35% » + 7.92 г/л .	79.35	6.4	47.85	13.4	5.5	7 »
35% » + 5.84 г/л .	79.35	8.1	47.65	20.35	4.51	7 »
35% » + 20.8 г/л .	79.35	11.9	44.88	25.11	4.3	7 »

Однако количество ацетона, образовавшегося в процессе брожения, по мере увеличения начальных доз ацетона постепенно падает, но даже при прибавлении 2.08% образуется еще 0.43% ацетона. Кривые фиг. 4 дают представление о ходе газовыделения в брожениях с различными добавками ацетона. Прибавки ацетона в количествах даже 0.2% стимулируют начало брожения.

При дальнейших прибавках ацетона замечается некоторая задержка в разбраживании, возрастающая по мере увеличения начального ацетона.

Таким образом можно считать, что при достаточном количестве углеводов в бражке можно получить накопление ацетона до 2.5%. Затруднения при применении высоких концентраций заторов имеют технологический, а не микробиологический характер.

Настоящее исследование является частью работы, ведущейся в Институте микробиологии Академии Наук по изучению ацетоно-этилового брожения в целях применения его в промышленном масштабе.



Фиг. 6. Кривые скорости газовыделения на средах с добавкой к начальной среде различных количеств ацетона.

В заключение приношу искреннюю благодарность за повседневное руководство работой проф. В. Н. Шапошникову и А. Я. Мантейфель.

Выводы

Выделен и изучен штамм ацетоно-этиловых бактерий, который выносит относительно высокое содержание ацетона в среде. Добавка к исходной среде 2% ацетона не останавливает брожения, причем количество ацетона возрастает до 2.5%. Вследствие такой устойчивости по отношению к ацетону является возможным применение этого штамма для сбраживания заторов значительно более высоких концентраций, чем указано в литературе.

Сбраживание концентрированных (выше 60% по картофелю) картофельных заторов лимитируется лишь технологическими моментами (их вязкостью).

Кукурузные заторы сбраживаются описываемым штаммом чрезвычайно вяло. Установлено, что это замедление сбраживания объясняется недостатком в этих заторах достаточного количества усвояемых форм азотистого питания. Добавка к таким заторам неорганического азота (в виде сернокислого аммония) или водной вытяжки из картофеля ускоряет брожение.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Пазюк, Зависимость процесса ацетоно-этилового брожения от азотистого питания, Биохимия 1, вып. 5, 1936.

[2] Bakonji St., Die Fortschritte der Acetonfabrication durch Gärung, Chemisch. Zeitung, № 43, 1927.

[3] Northrop, Asche and Morgan, A fermentation process for the production of acetone and ethyl alcohol, Journ. of Ind. and Engin. Chem., vol. 11, № 8, 1919.

[4] Peterson, Fred, Verhulst, A fermentation process for the Production of acetone, Alcohol and Volatile Acids from corn Cobs, Journ. of Ind. and Engin. Chemistry, vol. 13, № 9, 1921.

[5] Schardinger, Bacillus macerans, ein Aceton bildender Rotebacillus, Zblatt für Bakteriologie, II Abt., XIV Band, 1905.

[6] Zacharov J. P., Die Acetongärung, Zblatt für Bakteriologie, II Abt., Bd. 80, 1930

Содержание

Sommaire

Редактор **Н. И. Малаховский** Техн. редактор **В. С. Григорьев**

Сдано в набор 27/II—39 г. Подписано к печати 17/IV—39 г. П. л. 9³/₄ уч.-авт. л. 14³/₄. Тир. 3 000. Бум. 70×105¹/₁₆. Уп. Главлита РСФСР № А—8576 АНИ № 2032. Зак. тип. 277.

18-я тип. треста «Полиграфкнига», Москва, Шубинский пер., 10.